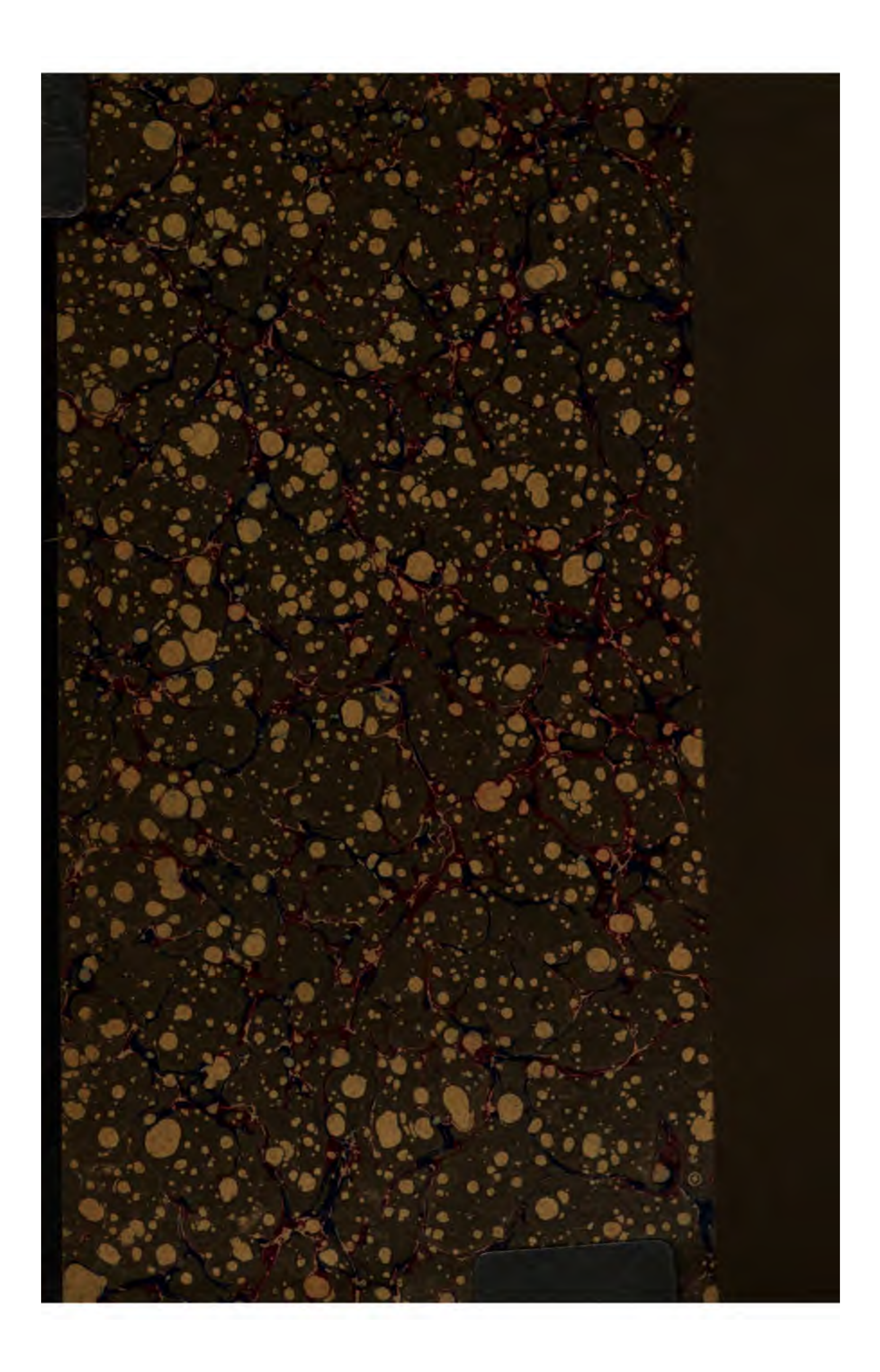
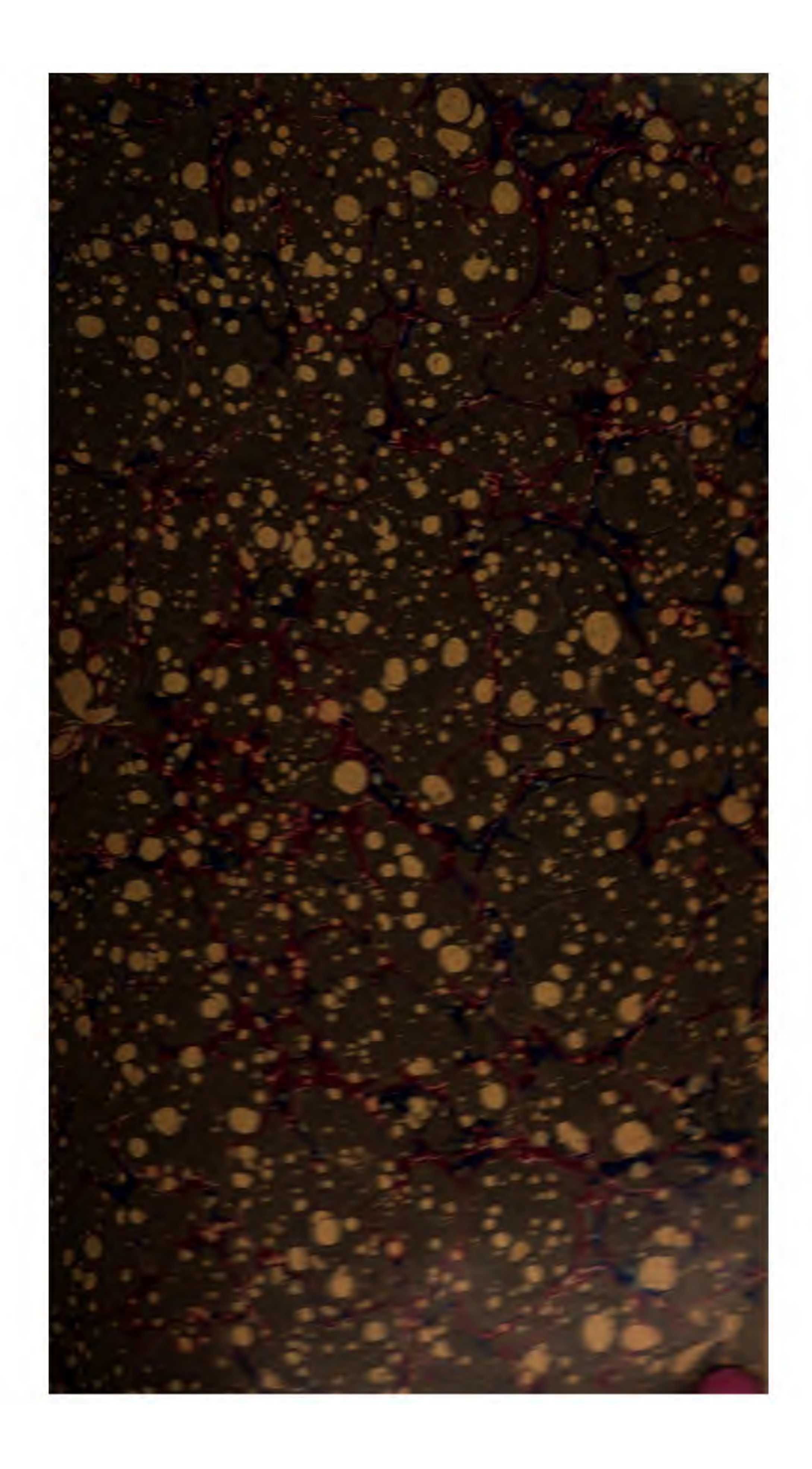






JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik



Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Stras[illegible]
Professor an der Univ[illegible]

Vierunddreissigster Band

Mit 12 lithographirten Tafeln und 33 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1900

Inhalt.

Seite

Hermann Vöchting. Zur Physiologie der Knollengewächse. Studien über vicarirende Organe am Pflanzenkörper. Mit Tafel I—V und 9 Textfiguren . . . 1
Einleitung 1
I. Vicarirende Organe am Pflanzenkörper 7
Einschaltung der Knolle in den Grundstock der Pflanze 7
Versuche mit *Oxalis crassicaulis* Zucc. 7
Versuche mit der Kartoffel 15
Theilweise Ersetzung des Stammes durch die Wurzel 24
Versuche mit *Dahlia variabilis* 24
Zur Histologie der Knollen 29
Vertretung der Stengelknolle durch den Laubspross 33
Versuche mit *Boussingaultia baselloides* H. B. et Kth. 33
Histologische Untersuchung 40
Ersatz der Stengelknolle durch das Internodium des Ausläufers . . 48
Versuche mit *Oxalis crassicaulis* 48
Vertretung der Stengelknolle durch die Wurzel 54
Versuche mit *Boussingaultia baselloides* 54
Histologisches 56
Versuche mit *Helianthus tuberosus* 58
Histologisches 62
Ersatz der Stengelknolle durch das Blatt 67
Versuche mit *Oxalis crassicaulis* 67
Zusammenfassung des ersten Abschnittes 77
II. Ueber den Einfluss innerer und äusserer Bedingungen auf die Knollenbildung 87
A. Wurzelknollen 87
Versuche mit dem Radies 87
Versuche mit einer gelben runden Rübe 95
Versuche mit *Daucus Carota* 96
B. Stengelknollen 96
a) Die Bedeutung der Temperatur und des Lichtes 97
Oxalis crassicaulis 97
1. Versuche mit Sprossstücken 98
2. Versuche mit Rhizomen 103
b) Die Wirkung von Licht, Druck und Wasser 108
Versuche mit der Kartoffel (*La Belle de Fontenay*) 108
Versuche mit *Oxalis crassicaulis* 111
Ueber die Form der Knollen 117
III. Verschiedenes 123
Knollen an Blättern 123

Seite
1. Gruppe 124
2. Gruppe 125
Knollen an Ranken 129
Das Verhalten knospenloser Knollen der *Dahlia* 130
Umgehung der Ruhe-Periode 133
Ueber das vorzeitige Blühen einiger Knollenpflanzen und die Unterdrückung der Knollenbildung 136
Anhang. Das Wassergewebe der *Oxalis crassicaulis* Zucc. 140
Figuren-Erklärung 142

Hans Zumstein. Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Mit Tafel VI 149
Einleitung 149
Allgemeiner Theil 151
Specieller Theil 157
I. Methodisches 157
II. Morphologie der Species 160
A. Der Bau des Körpers 160
Körperform im Allgemeinen. Schwimmbewegung und Metabolie 160
Dimensionen der Zelle (excl. Cilie) 161
B. Die Zelltheilung 164
Die Zelltheilung von *E. gracilis* 167
C. Die Dauercysten 171
III. Die Ernährung 174
A. Das Verhalten gegen freie Säure 174
B. Die Art und Weise der Ernährung 178
C. Stoffwechselproducte 193
Schlussbemerkungen 195
Zusammenstellung der wichtigsten Resultate 195
Literatur-Verzeichniss 197
Erklärung der Abbildungen 198

Georg Bitter. Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum*. Mit Tafel VII 199
Einleitung 199
Vorbemerkungen über die verschiedenen Zellformen und über den Thallusaufbau 200
I. Ueber die Stellung der Aussprossungen an ihrer Mutterzelle 202
a) Akroskope Sprossung 203
b) Basiskope Sprossung 204
II. Ueber die bei der Verwachsung der Zellfäden zu beobachtenden Erscheinungen 207
a) Das Verhalten einer festwachsenden Spitze gegen ihre Anheftungsstelle 207
b) Die Gestalt der festwachsenden Spitze 208
c) Das Verhalten der Membran der Spitze bei der Verwachsung 209
d) Ueber die Anziehung wachsender Spitzen durch benachbarte Thallustheile und die Ursache dieser Anziehung 211

Seite

e) Einige Erscheinungen an anderen Pflanzen, die einen Vergleich mit den bei *Microdictyon* beobachteten Verwachsungsphänomenen gestatten 216
III. Ueber Duplicaturen der Thallusnetze 218
IV. Ueber Wachsthums- und Verzweigungsintensität bei *Microdictyon* . . 219
V. Ueber das Verhalten der Einzelzellen und der Zellfäden beim Tode ihrer Nachbarzellen oder bei ihrer Lostrennung vom übrigen Thallus . . 222
VI. Ueber die Beziehungen des *Microdictyon Spongiola* Berthold zu *M. umbilicatum* 225
Schlussbemerkungen 230
Literatur-Verzeichniss 232
Figuren-Erklärung 234

M. Nordhausen. Zur Anatomie und Physiologie einiger rankentragender Meeresalgen. Mit Tafel VIII 236
Einleitung 236
I. *Hypnea musciformis* Lamour. 239
a) Der Bau der Ranken 240
b) Die Function der Ranken 243
c) Experimenteller Theil 249
d) Die Wurzelranken der *Hypnea* 256
II. *Spyridia aculeata* J. Ag. 260
III. *Nitophyllum uncinatum* Ag. 263
a) Der Bau der Ranken 264
b) Die Function der Ranken 267
Schluss 275
Figuren-Erklärung 277

Hans Bachmann. *Mortierella van Tieghemi* nov. sp. Beitrag zur Physiologie der Pilze. Mit Tafel IX u. X 279
Vorwort 279
Einleitung 279
A. Morphologie 280
1. Das Mycelium 281
2. Die Fortpflanzungsorgane 284
a) Die Sporangienbildung 284
b) Die Gemmenbildung 292
3. Die Keimung der Sporen 295
4. Die Keimung der Stielgemmen 296
5. Charakterisirung der Species *Mortierella van Tieghemi* . . . 297
B. Physiologie des Pilzes 298
I. Einfluss des Nährsubstrates 298
1. Chemische Zusammensetzung 298
a) Wasser mit Agar-Agar 298
b) Mistdecoct 298
c) Pepton 299
d) Rohrzucker 299
e) Rohrzucker und Pepton 300

Seite

f) Traubenzucker 301
g) Concentrirter Traubensaft von Sizilien 301
h) Pflaumen und Pflaumensaft 301
i) Bierwürze 302
k) Brot 302
l) Zwiebelschalen von *Allium Cepa* 302
m) Kartoffelknollen 303
n) Gelbe Rüben (*Daucus Carota*) 303
o) Orangen 303
p) Kohlrabi 303
Zusammenfassung 303
2. Feste und flüssige Nährböden 305
3. Concentration des Nährbodens 306
II. Einfluss der Temperatur 309
III. Die Feuchtigkeit der Luft 313
IV. Der Sauerstoffgehalt der Luft 316
V. Das Licht 318
VI. Einfluss der Bakterien 318
Allgemeine Zusammenfassung 319
Literatur 327
Figuren-Erklärung 328

Otto V. Darbishire. Ueber die Apothecienentwickelung der Flechte *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. Mit Tafel XI 329
Physcia pulverulenta (Schreb.) Nyl. 331
Aeusserer Aufbau 331
Innerer Aufbau des Thallus 332
Ueber die Entwickelung des Apotheciums 334
Zusammenfassung 342
Literatur-Verzeichniss 344
Figuren-Erklärung 344

H. Klebahn. Kulturversuche mit Rostpilzen. VIII. Bericht (1899). Mit 8 Textfiguren 347
I. Melampsoren auf *Populus tremula* 348
1. *Melampsora Larici-Tremulae* Kleb. 349
2. *Melampsora Magnusiana* Wagner 349
3. *Melampsora Rostrupii* Wagner 349
4. *Melampsora* auf *Populus tremula* 350
Folgerungen 350
II. *Melampsora populina* (Jacq.) Lév. 352
III. *Melampsora Amygdalinae* nob. 352
IV. *Melampsora Larici-Daphnoidis* nob. 356
V. *Melampsora Evonymi-Capraearum* nob. 358
VI. *Melampsora Ribesii-Viminalis* nob. 363
VII. *Melampsora Orchidi-Repentis* (Plowr.) 369
VIII. *Melampsora Larici-epitea* Kleb. 371
IX. *Melampsora Larici-Capraearum* Kleb. 372

Seite

X. Systematik der Weidenmelampsoren 374
Melampsora-Arten der Weiden 375
XI. *Thecopsora Padi* (Kunze et Schm.) 378
XII. *Aecidium elatinum* Alb. et Schwein. 381
XIII. *Peridermium Pini* (Willd.) Kleb. 385
XIV. *Pucciniastrum Epilobii* (Pers.) Otth. 386
XV. *Melampsoridium betulinum* (Pers.) Kleb. 387
XVI. Puccinien auf *Carex*, welche Aecidien auf *Ribes* bilden 388
XVII. *Puccinia limosae* Magn. 396
XVIII. *Puccinia*-Arten auf *Phalaris arundinacea* 398
XIX. *Puccinia nemoralis* Juel 402
XX. *Puccinia Cari-Bistortae* Kleb. 403
XXI. *Puccinia Polygoni* (Pers.) Schroet. 403
XXII. *Puccinia Pimpinellae* (Strauss) Mart. 404

E. Giltay. Die Transpiration in den Tropen und in Mittel-Europa. III. Mit Tafel XII 405
Resultate 422
Figuren-Erklärung 424

M. Möbius. Ueber die Blüthen und Früchte des Papiermaulbeerbaums (*Broussonetia papyrifera* Vent.). (6. Mittheilung aus dem botanischen Garten zu Frankfurt a. M.) Mit 7 Textfiguren 425

F. Noll. Ueber Geotropismus 457
Einleitung 457
I. Zur Klinostatentheorie 459
II. Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes 465
III. Faltung und Rollung dorsiventraler Gebilde 478
IV. Die veränderte chemische Reaction des Zellinhalts geotropisch gereizter Wurzelspitzen 485
V. Die Reizverhältnisse der Ruhelage 487
VI. Umstimmung der Reizbarkeit 492
VII. Heterogene Induction 496
VIII. Ueber eine mögliche Structur der geotropisch-reizbaren Empfangs-Vorrichtung 502
Die wichtigsten Ergebnisse 504

H. O. Juel. Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln. Mit 7 Textfiguren in Zinkotypie 507
Versuche mit Wasserströmen verschiedener Schnelligkeit 513
Versuche, den Sitz der rheotropischen Empfindlichkeit zu ermitteln . . . 518
Der Verlauf der rheotropischen Krümmung und die geotropische Gegenkrümmung bei *Vicia sativa* 529
Welches ist beim Geotropismus der den Reiz bewirkende Factor? . . . 533

E. Stahl. Der Sinn der Mycorhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. Mit 2 Textfiguren 539
I. Einleitung 539
II. Verbreitung der Mycorhizen 546

Seite
Holzgewächse 547
Krautige Gewächse 549
Zwiebel- und Knollengewächse 553
Halophyten 554
III. Einige Merkmale zur Beurtheilung der Grösse des Wasserbedarfs der Pflanzen 556
Ausscheidung flüssigen Wassers 556
Stärkeblätter und Zuckerblätter 557
IV. Vergleichende Betrachtung mycotropher und nichtmycotropher Pflanzen . 566
Bryophyten 566
Gefässkryptogamen 568
Filicinen 568
Equisetinen 570
Amylophyllie und Saccharophyllie bei den Gefässkryptogamen . . . 573
Kulturschwierigkeit einiger mycotropher Gefässkryptogamen . . . 574
V. Monokotylen 575
Orchideen 575
Andere mycotrophe, monokotyle Knollen- und Zwiebelgewächse . . 582
Nicht mycotrophe Monokotylen 584
VI. Krautige Dikotylen mit Mycorhizen 585
Gentianeen 586
Vergleichende Kulturversuche mit *Erythraea centaurium* 590
Andere krautige Dikotylen mit regelmässiger Wurzelverpilzung . . 592
VII. Krautige Dikotylen mit fehlender oder doch zurücktretender Wurzelverpilzung 593
Cruciferen 593
Saxifragaceen 594
Crassulaceen und einige andere Succulenten 596
Pflanzen mit filzhaarigen Blättern 598
Caryophyllaceen 599
Papilionaceen 601
VIII. Holzgewächse 603
Ericaceen 603
Coniferen 606
IX. Laubhölzer 611
X. Der Kampf um die Nährsalze 618
XI. Nährsalzaufnahme und Aschegehalt bei mycotrophen Pflanzen im Vergleich zu autotrophen Gewächsen 628
Zurücktreten oder Fehlen der Nitrate bei typischen Mycorhizenpflanzen 629
Aschegehalt der Blätter bei mycotrophen und autotrophen Pflanzen 634
XII. Verbreitung des Kalkoxalats bei autotrophen und mycotrophen Pflanzen 638
XIII. Vergleich der mycotrophen Pflanzen mit den Parasiten und Carnivoren 643
XIV. Vertheilung der autotrophen und mycotrophen Pflanzen nach Standorten 661

E. Overton. Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle 669

Verzeichniss der Tafeln.

Tafel I—V. Zur Physiologie der Knollengewächse. Hermann Vöchting.

Tafel VI. Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Hans Zumstein.

Tafel VII. Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum*. Georg Bitter.

Tafel VIII. Zur Anatomie und Physiologie einiger rankentragender Meeresalgen. M. Nordhausen.

Tafel IX u. X. *Mortierella van Tieghemi* nov. sp. Hans Bachmann.

Tafel XI. Ueber die Apothecienentwickelung der Flechte *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. Otto V. Darbishire.

Tafel XII. Die Transpiration in den Tropen und in Mittel-Europa. E. Giltay.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Seite

Hans Bachmann. *Mortierella van Tieghemi* nov. sp. Beitrag zur Physiologie der Pilze. Mit Tafel IX u. X 279

Georg Bitter. Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum*. Mit Tafel VII 199

Otto V. Darbishire. Ueber die Apothecienentwickelung der Flechte *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. Mit Tafel XI 329

E. Giltay. Die Transpiration in den Tropen und in Mittel-Europa. III. Mit Tafel XII 405

H. O. Juel. Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln. Mit 7 Textfiguren in Zinkotypie 507

H. Klebahn. Kulturversuche mit Rostpilzen. VIII. Bericht (1899). Mit 8 Textfiguren 347

M. Möbius. Ueber die Blüthen und Früchte des Papiermaulbeerbaums (*Broussonetia papyrifera* Vent.). (6. Mittheilung aus dem botanischen Garten zu Frankfurt a. M.) Mit 7 Textfiguren 425

F. Noll. Ueber Geotropismus 457

M. Nordhausen. Zur Anatomie und Physiologie einiger rankentragender Meeresalgen. Mit Tafel VIII 236

E. Overton. Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle 669

E. Stahl. Der Sinn der Mycorhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. Mit 2 Textfiguren 539

Hermann Vöchting. Zur Physiologie der Knollengewächse. Studien über vicarirende Organe am Pflanzenkörper. Mit Tafel I—V und 9 Textfiguren 1

Hans Zumstein. Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Mit Tafel VI 149

Berichtigung.

Auf p. 405 ist statt Tafel VII zu lesen: Tafel XII.



Zur Physiologie der Knollengewächse.

Studien über vicarirende Organe am Pflanzenkörper.

Von

Hermann Vöchting.

Mit Tafel I—V und 9 Textfiguren.

Einleitung.

Den im Jahre 1887 veröffentlichten Untersuchungen[1]) über Knollenbildung lassen wir heute die Fortsetzung folgen. Ein Theil der im Nachfolgenden niedergelegten Arbeit schliesst sich unmittelbar an die frühere, stellt deren Ergänzung und weitere Ausbildung dar, der andere geht darüber hinaus und sucht neue Fragen zu beantworten.

Die wichtigste, unsere ersten Untersuchungen leitende Aufgabe bestand in der Feststellung der Bedingungen, von denen der Ort und das Wachsthum der Knollen abhängt. Es ergab sich, dass hier erstens innere Ursachen wirksam sind. Ihr Einfluss offenbart sich darin, dass die Knollen am organisch unteren Ende, am Wurzelpol, entstehen. Ferner fanden wir, dass äussere Ursachen, Schwere, Feuchtigkeit, vor allen aber das Licht, von Bedeutung sind. Die Wirkung des letzteren ist so gross, dass man behaupten kann, es beherrsche die Knollenbildung und damit die Gestaltung der ganzen Pflanze in wesentlicher Weise.

Als Gegenstände dieser Untersuchungen dienten lediglich Knollen, die ihrer morphotischen Natur nach Sprosse sind. Es lag die Frage nahe, ob die gewonnenen Erfahrungen auch für Wurzel-

1) H. Vöchting, Ueber die Bildung der Knollen. Bibliotheca botanica, Heft No. 4. Cassel 1887. — Eine Ergänzung dazu brachte der Aufsatz: Zu T. A. Knight's Versuchen über Knollenbildung. Botanische Zeitung, 53. Jahrg., Leipzig 1895, p. 79 ff.

knollen gelten. Die Antwort auf diese Frage war die erste Ergänzung der früheren Arbeit. Weiter liess sich nachweisen, dass die Reihe der äusseren wirksamen Kräfte noch um eine zu vermehren ist, dass in besonderen Fällen die Wärme gestaltenden Einfluss hat, und dass dieser sich mit dem des Lichtes in eigenthümlicher Weise verbinden kann. Hinsichtlich der weiteren Fortführung der ersten Arbeit sei auf den Text verwiesen.

Den eigentlichen Kern unserer neuen Untersuchungen bilden aber nicht die eben erwähnten Punkte. Die Hauptaufgabe richtet sich vielmehr auf die Feststellung einer bestimmten Klasse von vicarirenden Functionen oder, richtiger, vicarirenden Organen am Pflanzenkörper. Auch sie wurden schon in unserer früheren Arbeit berührt. Wir konnten zeigen, dass man im Stande ist, die Knolle der Kartoffel in den Grundstock der Pflanze einzuschalten, und ihr damit abnormale Functionen zu übertragen. Es gelang ferner, bei *Helianthus tuberosus* dadurch, dass man die Bildung der typischen Wurzelknollen hemmte, ungewöhnliche Anschwellungen der Wurzeln hervorzurufen, die die Function der Knollen theilweise übernahmen. In beiden Fällen führten die abnormalen Aufgaben für den Haushalt der Pflanze in den Organen beträchtliche Veränderungen der inneren Structur herbei. Die Kartoffel bildete reichlich die verschiedenen Formen des leitenden Gewebe-Systems, daneben aber ein ihr sonst fremdes Element, mechanische Zellen. In der Wurzelknolle des *Helianthus* wurden ebenfalls der normalen Wurzel nicht eigene Elemente, die Speicherzellen, erzeugt. Auch der Laubspross konnte veranlasst werden, dieselben Elemente hervorzubringen. Soweit dem Verfasser bekannt, sind diese Thatsachen in der Literatur der betreffenden Forschungsgebiete bisher nicht beachtet worden, ein Umstand, der wahrscheinlich darauf beruht, dass die Sammlung von Abhandlungen, in der die Arbeit erschien, sich nur beschränkter Verbreitung erfreut.

Die eben erwähnten Beobachtungen luden um so mehr zu weiterer Verfolgung ein, als sie einiges Licht auf die innere Oekonomie der Pflanze werfen. Wie zu den früheren, so dienten auch zu den neuen Versuchen lediglich Knollengewächse. Diese gewähren dem Experimentator die Möglichkeit, die chemische Productions-Arbeit der Pflanze sich zwar vollziehen zu lassen, aber die normale Ablagerung der Stoffe zu verhindern. Die dadurch im Inneren des Körpers entstehende Störung führt ungewöhnliche, theilweise sehr lehrreiche Wachsthumsvorgänge herbei. Es wird

sich zeigen, dass man im Stande ist, auf diese Weise die Pflanze zur Bildung ganz neuer Organe zu veranlassen.

Die hier behandelten Gegenstände stehen in naher Beziehung zu den Erfahrungen, die auf pathologisch-anatomischem und zoophysiologischem Gebiete über compensatorische Leistungen der Organe des Thierkörpers, theilweise schon vor langer Zeit, gewonnen wurden[1]). Wird ein Theil eines Organes zerstört, so übernimmt oft der bleibende Theil die Function des fehlenden und erfährt eine zu der gesteigerten Leistung im Verhältniss stehende Vergrösserung. Entfernt man beim Kaninchen ein Viertel, die Hälfte oder selbst einen noch grösseren Theil der Leber, so scheidet der bleibende Rest weiter Galle ab und beginnt lebhaft zu wachsen, ein Vorgang, der dauern kann, bis das Fehlende, dem Volum nach, ersetzt ist[2]). Fast noch auffallender sind die Beispiele, in denen ein Organ in Zweizahl vorhanden ist, und wo eines auf natürlichem Wege schwindet oder künstlich entfernt wird[3]). Hier vermag unter Umständen das bleibende Organ allein die Aufgabe der beiden für den Haushalt des Körpers zu erfüllen. Auch in diesem Falle wächst es bis zu dem Umfange und der Stärke, die den erhöhten Leistungen entsprechen. So verhält sich die eine Niere, wenn die andere schwindet oder exstirpirt wird; sie kann die ganze erforderliche Arbeit leisten und sich, wenn der Verlust des Schwester-Organs schon in jungen Lebensjahren geschah, auf das Doppelte des gewöhnlichen Umfanges vergrössern[4]).

Hinsichtlich alles Weiteren dürfen wir uns auf die Fach-Literatur

1) R. Virchow, Die Cellularpathologie, 4. Aufl., Berlin 1871, p. 364 ff. — E. Ziegler, Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und pathologischen Anatomie, 8. Aufl., Jena 1895, I, p. 269 ff. — Eine vollständige und kritische Zusammenstellung der reichen Literatur über Hypertrophie und die verwandten Gegenstände gab v. Recklinghausen im Handbuche der allgemeinen Pathologie des Kreislaufes und der Ernährung, Stuttgart 1883, p 308 ff. — Ueber die in neuester Zeit gewonnenen Erfahrungen berichtet eingehend in Merkel und Bonnet's Jahresberichten D. Barfurth. — Im Anschlusse an diese Arbeiten endlich giebt L. Aschoff eine Uebersicht der Literatur in den Ergebnissen der allgem. Pathologie und pathol. Anatomie, herausgegeben von Lubarsch und Ostertag, 1. Jahrg., 2. Abth., Wiesbaden 1895, p. 225 ff.

2) E. Ponfick, Experimentelle Beiträge zur Pathologie der Leber. Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie, herausgeg. von R. Virchow, Bd. 118, Berlin 1889, p. 209 ff.; Bd. 119, 1890, p. 193 ff.

3) J. Cohnheim, Vorlesungen über allgemeine Pathologie, 2. Aufl., I, Berlin 1882, p. 123 ff.

4) E. Ziegler, a. a. O., II. Bd., p. 732.

und besonders auf die vorzügliche Behandlung beziehen, welche diese und die verwandten Gegenstände vor Kurzem durch O. Hertwig[1]) erfahren haben.

Auch auf botanischem Boden kennt man eine Reihe von Compensations-Vorgängen, die den eben genannten entsprechen, doch ist die Summe des experimentell sicher Festgestellten noch gering. Was in dieser Hinsicht geleistet worden, findet man zum grossen Theile zusammengestellt in einem Aufsatze Herbst's[2]) und in der Organographie Goebel's[3]). Indem wir auf diese Arbeiten und auf die besondere Literatur verweisen, beschränken wir uns wieder auf die Anführung weniger Beispiele.

Die ersten hier zu nennenden Versuche stellte schon Knight[4]) an. Er ging von der Vorstellung aus, dass der dem Boden entstammende aufsteigende Saft in allen Theilen der Pflanze derselbe sei, und dass daher die leitenden Organe, wie der Blattstiel, die Ranke, der Fruchtstiel, einander vertreten könnten. In der That vermochte er am Weinstock das Blatt auf den Blattstiel, den Laubspross auf die Ranke und den Fruchtstiel zu pfropfen. Besonders erfolgreich war die Verbindung von Laubsprossen mit Blattstielen. Die Reiser wurden 9—10 Fuss lang, und es fand sich im Herbste, dass die Blattstiele Holz erzeugt hatten. Dagegen gelang es nicht, den Fruchtstiel der Ranke, dem Blattstiel oder dem saftigen Laubspross einzupflanzen.

Mancherlei ähnliche Versuche, verschiedene Organe am Körper für einander einzuschalten, hat der Verfasser in seiner Arbeit über Transplantation[5]) mitgetheilt. Da sie aber ebenso wenig wie die Knight'schen in unmittelbarem Zusammenhange mit dem uns in der vorliegenden Untersuchung beschäftigenden Probleme stehen, so darf auf ihre Erörterung verzichtet werden.

Näher berühren uns die folgenden Angaben.

---

1) O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe, 2. Buch, Jena 1898, p. 158 ff.

2) C. Herbst, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biolog. Centralbl., 15. Bd., Leipzig 1895, p. 721 ff.

3) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, I, Jena 1898, p. 176 ff.

4) T. A. Knight, Account of some experiments on the descent of the sap in trees. Transactions of the Royal Society, April 1803. — Selection of Knight's Papers, London 1841, p. 101.

5) H. Vöchting, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen 1892, p. 71 ff. und a. a. O.

Goebel[1]) zeigte, dass die Grösse der Nebenblätter einiger Pflanzen, wie *Vicia Faba* u. a., davon abhängt, ob die Fläche des Blattes, an dessen Basis sie stehen, vorhanden ist, oder nicht. Wird die Fläche früh entfernt, so erreichen die Nebenblätter grösseren Umfang als dann, wenn die Fläche sich normal entwickeln kann. Aus diesen Thatsachen zieht Goebel den Schluss, dass die Nebenblätter am Spross des *Lathyrus Aphaca* darum ihre beträchtliche Grösse erlangen, weil das Blatt verkümmert oder zur Ranke wird.

Bei den *Streptocarpus*-Arten entwickeln sich die Keimblätter bekanntlich zu sehr ungleicher Grösse. Das eine erhält bedeutenden Umfang, indessen das andere klein bleibt und schliesslich abstirbt. Nach Hering[2]) kann man nun bewirken, dass das kleine Keimblatt sich entwickelt, wenn man das Wachsthum des andern hemmt. Dies kann geschehen dadurch, dass man es eingypst oder früh vollständig entfernt.

Den genannten und zugleich allen compensatorischen Vorgängen ist gemeinsam, dass, wo immer die Function eines Organes auf ein anderes übertragen wird, das eine also für das andere vicarirend eintritt, die Organe ihrer morphotischen Natur nach entweder völlig gleich sind, oder doch derselben Klasse angehören. Ein Blatt ersetzt ein Blatt, eine Wurzel eine Wurzel, nicht aber ein Blatt eine Wurzel oder umgekehrt. Von dem einen, früher erwähnten Falle und von der durch Pfropfung herbeigeführten Einschaltung ungleichnamiger Glieder für einander abgesehen, gilt diese Regel für die bisher gemachten Beobachtungen, soweit sie dem Verfasser bekannt geworden, ganz allgemein.

Im Nachfolgenden soll nun dargethan werden, dass die Regel auch noch in anderen Fällen durchbrochen wird, dass man auch sonst noch heterologe Glieder veranlassen kann, vicarirend für einander einzutreten. Die Organe selbst erfahren dabei weitgehende äussere und besonders innere, der neuen Aufgabe entsprechende Umgestaltungen, Thatsachen, die sich auch für die Lehre von der Metamorphose verwerthen lassen.

Wir sprechen in dieser Arbeit von vicarirenden Organen, ein Ausdruck, über den eine erläuternde Bemerkung nicht überflüssig

1) K. Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitung, 38. Jahrg., Leipzig 1880, p. 837.

2) F. Hering, Ueber Wachsthumscorrelationen in Folge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, Berlin 1896, p. 142.

sein dürfte. Wann und wo er zuerst in physiologischem Sinne verwerthet worden ist, wurde nicht verfolgt. In der älteren Zoophysiologie wird der Begriff des Vicarirens sowohl auf das Organ, als auf seine Thätigkeit, seine Function, bezogen. So gebraucht Autenrieth[1]) die Bezeichnung „vicarirendes Organ“ und „vicarirende Absonderung“ und in derselben Weise verfährt Burdach[2]). Auch bei rein chemischen Vorgängen ist der Ausdruck verwendet und das Eintreten einer Verbindung oder eines Elementes für die normal vorhandenen als Vicariren bezeichnet worden, so von Lotze[3]). Bei demselben Autor findet man auch den Ausdruck „vicarirende Empfindungen“[4]). In der Gegenwart spricht man gewöhnlich von „vicarirenden Functionen“. Es liegt in der Natur des Begriffes, dass man ihn in so verschiedenem Sinne verwerthen kann. In unserer vorliegenden Arbeit beschränken wir uns auf die Klasse von Thatsachen, in der ganze Organe für einander eintreten und der neuen Aufgabe entsprechende innere Veränderungen erfahren. Hier sind die Organe das, was vicarirt. Fast immer handelt es sich dabei um compensatorische Vorgänge.

Auch über den Gebrauch des Wortes Knolle glauben wir eine Bemerkung hinzufügen zu sollen, um einem etwa möglichen Einwande vorzubeugen. Man unterscheidet bekanntlich Stengel- und Wurzelknollen, denen gemeinsam ist, dass sie fleischig verdickte Körper darstellen. Die ersteren sind gewöhnlich unterirdisch und dann mit kleinen Niederblättern, Schuppen, besetzt, in deren Achseln Knospen stehen. Diese fehlen an den Wurzelknollen können aber, wie bei *Thladiantha dubia*, als Adventiv-Bildungen erzeugt werden. Das wesentliche Merkmal der Knolle besteht also in der fleischigen Anschwellung des Gebildes, die mit dessen Aufgabe, als Reserve-Stoffbehälter zu dienen, zusammenhängt. Wir heben dies besonders hervor und wenden den Ausdruck Knolle überall an, wo es sich um solche Verdickungen handelt. Es wird sich, um ein Beispiel zu nennen, zeigen, dass man eine Pflanze, *Boussingaultia baselloides*, die unter gewöhnlichen Verhältnissen

1) J. H. F. Autenrieth, Handbuch der empirischen menschlichen Physiologie Tübingen 1802, II, p. 242 ff.

2) K. F. Burdach, Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Leipzig 1835 5. Bd., p. 465 ff.

3) R. H. Lotze, Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens, Leipzig 1851 p. 436.

4) R. H. Lotze, Allgemeine Pathologie und Therapie, Leipzig 1842, p. 168

Stengelknollen bildet, durch künstliche Eingriffe veranlassen kann, zwei weitere Knollenformen zu erzeugen, eigenthümliche Internodial- und ferner Wurzelknollen. Diesen beiden abnormalen Gebilden fehlen die Knospen; sie werden aber trotz dessen als Knollen bezeichnet.

Ueber die im Text befolgte Ordnung schicken wir endlich noch voraus, dass der erste und wichtigere Theil die vicarirenden Organe, der zweite die Wirkung der äusseren und inneren Einflüsse auf die Knollenbildung behandelt. Ihnen schliesst sich ein kurzer dritter an, in dem einige besondere Gegenstände aus der Physiologie der Knollengewächse erörtert werden. — Zwei weitere Arbeiten über diese Pflanzen, deren eine der Keimung der Kartoffel, die andere dem Verhältnisse des vegetativen Lebens zur Geschlechtsthätigkeit gewidmet ist, beide in der Hauptsache abgeschlossen, werden in nicht ferner Zeit nachfolgen.

Der Verlauf unserer Untersuchung bringt es mit sich, dass wir von dem einen schon in der ersten Arbeit beschriebenen Versuche ausgehen. Er bildet die Vorbedingung für die Ausführung anderer und verlangt auch darum eine erneute Erörterung, weil er inzwischen eine bessere Form erhalten hat.

I.

Vicarirende Organe am Pflanzenkörper.

Einschaltung der Knolle in den Grundstock der Pflanze.

Versuche mit *Oxalis crassicaulis* Zucc.

Wie schon erwähnt, wurde in unserer ersten Arbeit gezeigt, dass man im Stande ist, Knollen mit einjähriger Lebensdauer, die unter normalen Bedingungen nach der Erzeugung der jungen Triebe und nach der Abgabe der Reserve-Stoffe absterben, in den Grundstock der Pflanze einzuschalten. Der Versuch gelang mit der Kartoffel, jedoch nur in beschränkter Weise. Ungleich vollkommener lässt er sich mit einer uns zur Zeit unserer ersten Untersuchungen noch nicht bekannten Art ausführen, mit *Oxalis crassicaulis* Zucc.[1]).

1) Diese aus Peru stammende Art wurde zuerst beschrieben von J. G. Zuccarini in seiner Monographie der amerikanischen *Oxalis*-Arten. Denkschriften d. K. Akademie d. Wiss. zu München, Bd. IX, 1825, p. 163. — Eine wichtige Ergänzung

Da diese Art für die ganze vorliegende Arbeit hohe Bedeutung gewonnen, so seien einige kurze Bemerkungen über ihre Wachsthumsweise vorausgesandt.

Die Oekonomie der Pflanze ist der der Kartoffel in vielen Punkten ähnlich. Legt man die Knollen im Frühjahr in den Boden, so erzeugen sie je nach ihrer Stärke einen oder mehrere Laubsprosse, die sich an ihrer Basis bewurzeln. In der Regel entspringen die Triebe der Scheitel-Region der Knolle; ist nur ein Spross vorhanden, so geht er normal aus der Terminal-Knospe hervor. Hat die Knolle ihre Reserve-Stoffe abgegeben, dann stirbt sie meist rasch ab. Das wichtigste Reservematerial ist Stärke, die im Parenchym des Markes und der Rinde der Knolle reichlich abgelagert wird.

Die unter günstigen Bedingungen kräftig, selbst üppig wachsenden Sprosse bilden im Sommer an ihrem basalen Theile im Boden Rhizome von beträchtlicher Länge. Ein Theil dieser mit schuppenförmigen Niederblättern besetzten Organe wächst empor und gestaltet sich unter dem Einflusse des Lichtes zu Laubsprossen. An Topfpflanzen kriechen die Rhizome nicht selten ein- oder selbst zweimal ringsum an der Wand des Topfes oder der Schale entlang. Im Sommer und im ersten Theile des Herbstes entstehen an ihnen keine Knollen; ihr Inhalt ist um diese Zeit noch nicht reich, der Gehalt an Stärke mässig und auf die Scheide und die inneren Rindenzellen beschränkt. Offenbar entspricht die Menge der zugeführten Nährstoffe wesentlich der zum Wachsthum des Organes erforderlichen Quantität. Dies ändert sich aber im Herbste, je nach den äusseren Bedingungen Ende September oder Anfang October. Dann wird der Inhalt reicher und gleichzeitig treten an den Spitzen der Organe Knollen auf, in denen die Stoffe abgelagert werden. Zieht man die Pflanzen in Töpfen und stellt diese im Herbste im Kalthause auf, so gewahrt man manchmal die auffallende Thatsache, dass auch über der Erde aus den unteren Stengeltheilen Rhizome hervorgehen, die in weitem Bogen abwärts wachsen, aber niemals Knollen erzeugen.

Was die besonderen Vorgänge bei der Knollenbildung, ferner

---

brachte der Nachtrag zu dieser Monographie in den Abhandl. d. math.-physik. Klasse d. Akademie in München, Bd. I, 1832, p. 234 ff. — Weitere Angaben lieferte F. Hildebrand, Die Lebensverhältnisse der *Oxalis*-Arten, Jena 1884, p. 29. — Der Verfasser bezog die Knollen der Pflanze von Vilmorin in Paris unter dem Namen *O. crenata*. Die später vorgenommene Untersuchung ergab, dass nicht diese Art, sondern *O. crassicaulis* vorlag.

den Einfluss der äusseren Bedingungen darauf betrifft, so sei auf einen späteren Abschnitt hingewiesen. Hier heben wir noch einen wichtigen Umstand hervor. Die Kartoffelknolle ist unfähig, Wurzeln zu bilden; in den zahlreichen Kulturen, die seit vielen Jahren angestellt wurden, beobachteten wir nur ein einziges Mal das Auftreten einer zarten Wurzel an einer Knolle. Anders unsere *Oxalis*. Auch hier erzeugen unter normalen Verhältnissen die Knollen keine Wurzeln; allein es kommen doch, wenn auch selten, Ausnahmen von dieser Regel vor. In solchen Fällen sterben die Knollen, nachdem sie sich ihrer Reserve-Stoffe entledigt haben, nicht ab, ihre Wurzeln leiten den Sprossen Wasser zu und bleiben bis in den Herbst erhalten. Sie fügen sich in das System der Pflanzen ein und darin liegen die Bedingungen für ihre Erhaltung. Bei der Untersuchung solcher Knollen im Herbste stellte sich heraus, dass sie ihr Reservematerial so gut wie vollständig abgegeben hatten; nur in einzelnen kleinen Zellen fanden sich noch Stärkekörner. Neue Reserve-Stoffe waren nicht abgelagert worden; doch waren die sämmtlichen Elemente noch frisch und lebendig, Plasma-Körper mit Zellenkernen in den meisten noch nachweisbar. Ueber den Winter jedoch hielten sich solche Knollen nicht; sie gingen vielmehr bald nach dem Herausnehmen aus dem Boden zu Grunde.

Was unter normalen Verhältnissen selten geschieht, das lässt sich unter künstlichen Bedingungen unschwer erreichen. Setzt man im Frühjahr die länglichen Knollen bis zu geringer Tiefe aufrecht in den Boden, so bewurzeln sie sich nach einiger Zeit am basalen Ende und lassen darnach aus dem Scheiteltheile eine oder mehrere Triebe hervorgehen. Diese erzeugen zwar in ihrer unteren Region Wurzelanlagen, das Licht und die Trockenheit der Luft verhindern aber deren Ausbildung. Der ganze Wasserstrom bewegt sich nun durch die Knolle, sie wird vollkommen in den Grundstock der Pflanze eingeschaltet. Die Sprosse solcher Objecte wachsen anfangs langsam, später aber rascher und sind in der Folge, was Stärke, Höhe und gesundes Aussehen betrifft, von normalen Trieben nicht zu unterscheiden. Von besonderer Bedeutung ist, dass die Knollen unter diesen Bedingungen im Sommer nicht, wie die der Kartoffel unter ähnlichen Verhältnissen, zu Grunde gehen, sondern ihre Lebensdauer verlängern. Sie bleiben bis zum Absterben der Sprosse im Herbste frisch, ja sie wurden an Topf-Exemplaren, die im Kalthause aufgestellt waren, und deren Triebe langsam abstarben, bis in den Februar erhalten.

Ist der basale bewurzelte Theil der Knolle dauernd von Erde umgeben, dann gestalten sich die Knospen dieser Region theilweise oder sämmtlich zu Rhizomen, die im Aussehen und Verhalten den am normalen Orte entstandenen völlig gleichen und im Spätherbst die jungen Knollen bilden. Hebt man dagegen unter Beachtung

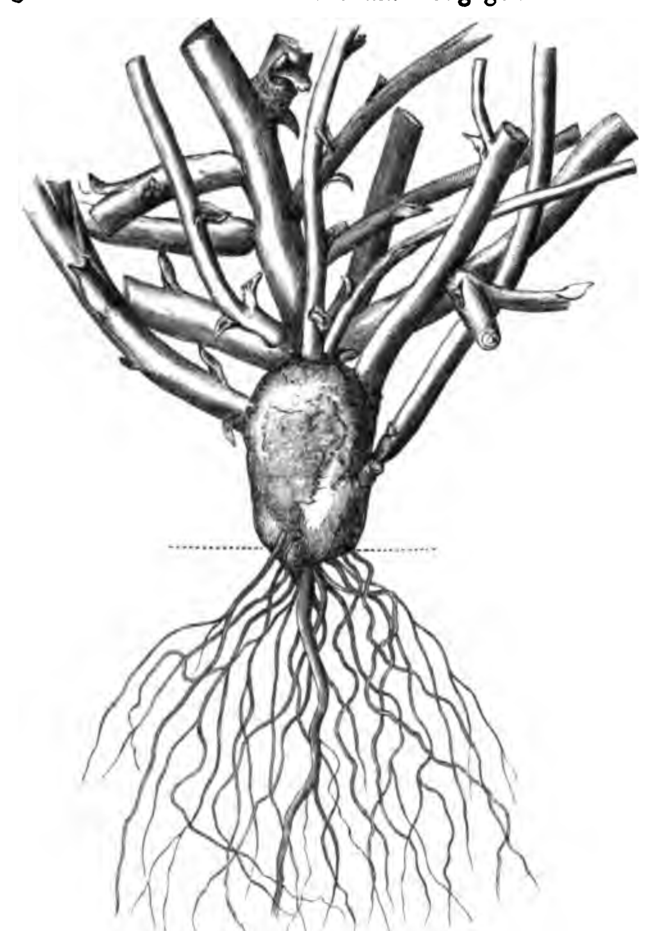


Fig. 1.

der nöthigen Vorsichtsmaassregeln die Knollen nach und nach soweit empor, dass sie gänzlich über der Erde stehen, dann unterbleibt die Bildung der Rhizome, offenbar unter dem hemmenden Einflusse des Lichtes, bis in den Herbst. Im Gegensatz zum Verhalten der Kartoffelpflanze übt auch dieser Eingriff in das Wachsthum keinen störenden Einfluss auf das Gedeihen des Objectes aus;

Blatt und Spross bewahren ihr gesundes Aussehen und entwickeln sich in normaler Weise.

Wir sind somit im Stande, die Mutterknolle für die ganze Vegetationsperiode in das Organsystem der Pflanze einzuschalten; sie tritt vicarirend ein für den unteren Theil des Laubsprosses, indem sie die Wurzeln, Rhizome und später die Knollen erzeugt. Als Träger des Wurzel-Systems hat sie den grossen Wasserstrom durch ihren Körper zu leiten; zum Bau der Wurzeln liefert sie anfänglich selbst das Material, später stellt sie das Organ dar, in dem sich die plastischen Substanzen vom Stengel zu den Wurzeln, den Rhizomen und endlich im Herbste zu den Knollen bewegen. Endlich liegt ihr noch eine mechanische Leistung ob, sie hat das Spross-System zu tragen.

Es ist von vornherein zu erwarten, dass die Knolle, um die aufgezählten, ihr unter normalen Bedingungen fremden Functionen erfüllen zu können, ihren Bau beträchtlich verändert. Vor allem darf man voraussetzen, dass alle leitenden und die mechanischen Elemente sich in einer den neuen Aufgaben entsprechenden Weise entwickeln. Wie die Untersuchung ergiebt, ist diese Erwartung begründet. Die Veränderungen selbst beschränken sich fast ausschliesslich auf die Gefässbündel.

In der normalen ausgebildeten Knolle liegt zwischen dem grosszelligen Mark und der etwas kleinzelligen Rinde ein Ring kleiner Bündel, die durch breite Parenchym-Strahlen von einander getrennt sind. Der einzelne Strang hat einen meist radial verlängerten Gefässtheil, welcher aus Gefässen und, diese umgebenden, dünnwandigen Elementen besteht. Die inneren Gefässe sind eng und führen ring- und schraubenförmige Wandverdickung; die äusseren sind weiter und mit einfachen spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Unsere Fig. 16, Taf. I, zeigt ein solches Element mittlerer Grösse. In einem stärkeren Bündel beträgt die Zahl aller Gefässe 12—15, selten mehr; in den kleineren sind weniger vorhanden. Auf den Gefässtheil folgt eine Schicht zarter, radial gereihter Cambiumzellen, und auf diese der gegenüber dem Gefässtheil mehr in die Breite entwickelte Siebtheil, bestehend aus Gruppen von engen Siebröhren und Geleitzellen, die durch Cambiform getrennt sind. Den Abschluss des Bündels auf der Rindenseite bilden Elemente von mässiger Länge und grösserem Durchmesser, deren Wände theilweise schwach verdickt sind, eine Andeutung mechanischer Zellen.

Vergleichen wir nun mit einem solchen Bündel das einer Knolle, die bis zum Schluss der Vegetationsperiode in das System der Glieder des Körpers eingeschaltet war. Der Umfang zweier solcher Stränge, des normalen und des veränderten, beide von kräftiger Entwickelung, ist in Fig. 2 wiedergegeben. Wie man sieht, hat sich das Bündel unter den abnormalen Bedingungen ausserordentlich vergrössert. Der primäre Gefässtheil *p G* ist durch Theilung der dünnwandigen Elemente etwas verbreitert, sonst aber, soweit sich wahrnehmen lässt, nicht verändert worden, in anderen Fällen war von einer solchen Verbreiterung nichts zu sehen. Der durch das Cambium erzeugte secundäre Gefässtheil *s G* gewährt hohes Interesse. Er besteht erstens aus den Formen des trachealen Systems, Gefässen und Tracheiden. Jene sind von wechselnder Gestalt, bald verlängert - cylindrisch, wie in Fig. 8 u. 9, Taf. I, bald von auffallender Grösse, Fig. 4 u. 10, Taf. I, bald kurz und weit, von Tonnenform, Fig. 18, Taf. I. Am häufigsten ist die in Fig. 9 wiedergegebene Gestalt vorhanden. Die Wände haben meist reichlich Tüpfel; diese selbst sind in der Regel behöft, seltener einfach. Auch die Tracheiden zeigen wechselnde, bald längere, bald kürzere cylindrische Form, Fig. 3 u. 13, Taf. I. Ihre Wände haben zahlreiche, in der Regel einfache Tüpfel von elliptischem oder rundlichem Umriss. — Neben dem trachealen ist das bastfaserähnliche System vertreten, und zwar durch echte Holzzellen mit lang zugespitzten, zuweilen gabelförmig verzweigten Enden und mässig verdickten Wänden, die sehr kleine, spaltenförmig behöfte Tüpfel aufweisen, Fig. 1, Taf. I. Gelegentlich beobachtet man Uebergangsformen zwischen den Libriformzellen und den Tracheiden, die sich durch reichliche Tüpfelung der Wände und eine Form auszeichnen,

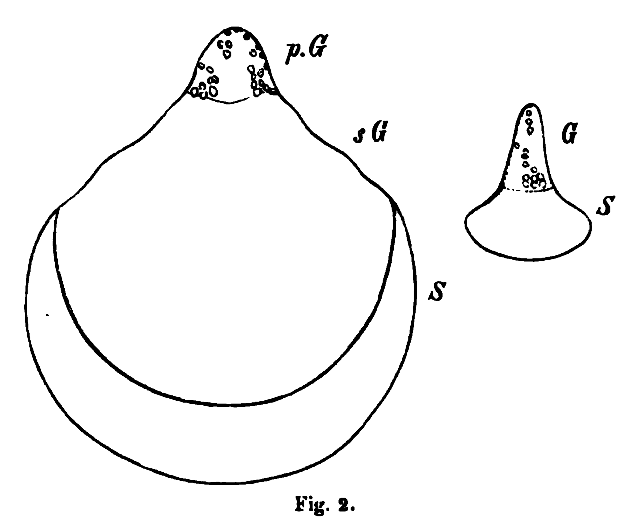


Fig. 2.

welche sich derjenigen der längeren Tracheiden nähert, Fig. 2, Taf. I. — Auch das dritte System des Holzkörpers, das parenchymatische, findet sich in der Gestalt der Holz-Parenchymzellen, denn eine andere Bezeichnung wird man den in Fig. 5, Taf. I abgebildeten Elementen schwerlich beilegen können. — Endlich treten noch an der Grenze des Bündels eigenthümliche Zellen auf, die parenchymatische Form haben, im Bau der Wand aber Tracheiden gleichen, Fig. 15 u. 17, Taf. I. Wie sie entstehen, wurde nicht verfolgt. Zu ihnen gehören auch seltsame Gestalten, die man gelegentlich beobachtet und deren eine unsere Fig. 14 auf Taf. I wiedergiebt.

Von den Gefässen abgesehen, sind die sämmtlichen beschriebenen Elemente der normalen Knolle fremd; die Gefässe des secundären Theiles selbst weichen von denen des primären besonders in der Grösse, dann aber auch theilweise in der Form ab, sind also ebenfalls als Neubildungen zu betrachten, die der normalen Knolle nicht eigen sind. Dieselbe elementare Zusammensetzung aber, wie der secundäre Gefässtheil unseres Knollenbündels, haben die Leitbündel des Stengels, besonders in dessen unterem Theile. Hier kehren die eben beschriebenen Zellenformen wieder; die Elemente beider Orte gleichen sich bis auf den einen Umstand, dass die des Stengels länger sind, als die der Knolle. Um dieses bei der vergleichenden Betrachtung alsbald in die Augen tretende Verhältniss annähernd zu bestimmen, wurde die Länge und die Breite von je 20 Gefässen aus macerirtem, den beiden Orten entstammendem Material gemessen und daraus der Mittelwerth berechnet. Dass die Gefässe so genommen wurden, wie sie sich eben boten, ohne Auswahl, bedarf kaum der Erwähnung.

Die mittlere Länge der Gefässe der Knolle betrug, bei 90facher Vergrösserung bestimmt, 39,9, in runder Zahl 40 mm, in absolutem Maass sonach 0,44 mm; die mittlere Breite belief sich auf 14,1 mm, in absolutem Maass auf 0,15 mm. Die grösste Länge eines Gefässes war in dem relativen Maass 56 mm, die kleinste 25; die grösste Breite 20 mm, die geringste 9.

Die Gefässe des Stengels dagegen hatten, in derselben Weise bestimmt, eine mittlere Länge von 82,3 mm, in absolutem Maass von 0,91 mm. Ihre mittlere Breite betrug 14,5 mm, in absolutem Maass 0,16 mm. Das längste Element maass der Länge nach bei der angegebenen Vergrösserung 111 mm; das kürzeste nur 55 mm. Die Breite des weitesten war 21 mm, die des engsten 11 mm.

Aus diesen Messungen geht hervor, dass die Weite der Gefässe im unteren Theile des Stengels und der Knolle annähernd gleich gross ist, dass aber die Länge der Elemente des ersten Ortes reichlich das Doppelte von derjenigen beträgt, die denen des zweiten zukommt. Dasselbe oder ein ähnliches Verhältniss kehrt aber höchst wahrscheinlich bei den Tracheiden und Libriform-Fasern wieder. Messungen dieser Elemente wurden nicht vorgenommen, doch liess die vergleichende Betrachtung darüber keinen Zweifel.

Wenden wir uns nun zum Siebtheil unseres Bündels. Wie die Umrissfiguren lehren, ist er, wenngleich nicht in demselben Maasse wie der Gefässtheil, so doch auch bedeutend vergrössert. Die Zunahme erstreckt sich auf alle Elemente des eigentlichen Siebtheiles, ferner auf die das Bündel nach aussen abgrenzenden Zellen. Dass auch diese an Zahl zugenommen hatten, lehrten manche jungen Wände deutlich. Sonst aber war das Verhalten dieser Elemente verschieden. Im einen Falle hatten ihre Wände dieselbe Dicke, die ihnen in der normalen Knolle eigen ist, im andern dagegen zeigten sie örtliche Wandverdickungen, welche an collenchymatische Bildung erinnerten.

Hinsichtlich des Verhaltens der Rinde ist zu bemerken, dass auch darin Verschiedenheiten beobachtet wurden. In der einen uns vorliegenden Knolle ist sie offenbar gewachsen, denn keine der an die stark vergrösserten Bündel grenzenden Zellen ist verzerrt; auch verrathen junge Wände das Wachsthum des Ganzen. In einer andern Knolle aber gewahrt man von diesen Theilungen nichts; und es sind die aussen an das Bündel grenzenden Zellen seiner Ausdehnung entsprechend gestreckt und senkrecht dazu abgeplattet. Offenbar war hier die Rinde nicht gewachsen. Worauf diese Verschiedenheiten beruhen, vermögen wir nicht anzugeben.

Aus unserer histologischen Untersuchung ergiebt sich, dass die Knolle der *Oxalis* sich innerlich beträchtlich umzugestalten vermag, und dass hierauf ihre Fähigkeit beruht, die Functionen der Laubachse zu übernehmen. Sie kann ihre Bündel in der Art entwickeln, dass sie den Anforderungen, die in Beziehung auf Leitung und mechanische Leistungen gestellt werden, durch die Erzeugung neuer, ihr normal nicht zukommender Elemente entspricht. Daneben verändern sich auch die Parenchym-Zellen. Sie empfangen durch die ungewohnten Bedingungen Impulse, Reize, die ihre Lebensdauer verlängern; sie erhalten sich, auch nachdem die Reserve-Stoffe abgegeben sind. In diesem wichtigen Punkte unterscheiden sie sich

von der Kartoffel, zu der wir uns nun noch einmal wenden. Das ganze Verhalten der beiden Knollenformen berechtigt zu dem Schlusse, dass die Metamorphose vom Laubspross zur Knolle sich bei der Kartoffel vollständiger vollzogen hat, als bei unserer *Oxalis*-Art.

Versuche mit der Kartoffel.

Wir kommen nunmehr auf die Kartoffel selbst zurück. Auf zweierlei Weise gelang es uns früher, die Knolle in den Grundstock der Pflanze einzuschalten. Im einen Falle wurde sie in der Art eingefügt, dass sie den Strom des Wassers von unten nach oben, den Strom der plastischen Substanzen von oben nach unten zu leiten hatte. Im anderen wurde ihr nur die Aufgabe gestellt, die Assimilate von den grünen Theilen zu den jungen Knollen zu führen, nicht aber die Bahn für den grossen Wasserstrom zu bilden. Der erste Versuch gelang nur ausnahmsweise und sehr unvollständig; besser dagegen der zweite.

Es dürfte nicht überflüssig sein, hier noch an einem Beispiele zu zeigen, wie schwer es ist, die Knolle völlig in den Grundstock der Pflanze einzufügen und sie so umzugestalten, dass sie die beiden erwähnten Ströme zu leiten vermag.

Im Frühjahre 1894 wurden 30 Knollen der Rasse „*Marjolin*" mit je einem kräftigen Vortriebe[1]) in drei grosse Schalen bis zu einem Drittel oder der Hälfte ihrer Höhe in Erde gepflanzt, und zunächst im Kalthause, später im Freien der vollen Tagesbeleuchtung ausgesetzt. 27 Knollen entwickelten ihren Vortrieb nur sehr wenig; sie erzeugten im Bereich der Erde Sprosse, denen alle Nahrung zuströmte, und die emporwuchsen, indessen die Mutterknollen mit den Vortrieben langsam abstarben. — An den drei übrigen Knollen wuchsen die Vortriebe, an zweien zwar sehr langsam, doch zu

1) Da unsere erste Arbeit über die Knollenbildung nicht jedem Leser zur Hand sein dürfte, so sei bemerkt, dass der Vortrieb einen unter besonderen Bedingungen entstehenden Keim bildet. Stellt man die Knollen geeigneter früher Rassen schon im Herbst oder im Winter aufrecht in einem mässig erhellten Raume trocken auf, so gehen aus den Terminal-Knospen kurze gedrungene Sprosse mit wenig entwickelten Blättern hervor, deren Knospen in der unteren und mittleren Region sich zu kurzen Stolonen gestalten. Diesen Spross bezeichnen wir als Vortrieb

Objecte mit solchen Gebilden sind für die experimentelle Arbeit sehr wichtig und wurden zu unseren Versuchen viel benutzt. In den grossen Gärtnereien Frankreichs werden Knollen der frühen Rassen mit den Vortrieben in den Handel gebracht. So liefert sie Vilmorin in Paris, von dem der Verfasser sie oft bezog.

einiger Länge, an der dritten etwas rascher und kräftiger. Auch an diesen Knollen entstanden unterirdische Triebe, die die Entwickelung der oberen Sprosse bei längerer Dauer des Versuches gefährdet haben würden. Um diesem Umstande vorzubeugen, wurden jene Triebe, sobald sie über die Erdoberfläche hervortraten, bis auf ihren basalen, mit Wurzeln besetzten Theil entfernt. Trotz dieser Vorsichtsmaassregel aber vergrösserten sich die Scheitelsprosse nur sehr wenig. Früh traten Störungen ein, schon bei mässigem Sonnenschein welkten die Blätter und vermochten sich nur sehr langsam zu erholen. Bald geschah dies nicht mehr, und die Sprosse gingen zu Grunde. Ungenügende Wasserleitung war der Grund des Verfalles.

Besser hielt sich das dritte Object. Der Endspross erreichte nach und nach eine Höhe von 28 cm. Unter ihm gingen aus dem Vortriebe drei kürzere Sprosse hervor, deren längster 10 cm maass; dazu kamen noch zwei ganz kurze Seitentriebe an der Basis des Endsprosses. Diese Pflanze blieb frisch und ertrug jede Sonnenbeleuchtung bis zur Mitte des Juli. Dann plötzlich vermochte sie starke Bestrahlung nicht mehr auszuhalten; sie welkte, auch wenn die Erde reichlich mit Wasser versehen war. Unter diffuser Beleuchtung lies sie sich noch kurze Zeit erhalten, verfiel dann aber sehr rasch. Beim Herausnehmen aus dem Boden zeigte sich, dass die unterirdischen Sprosstheile mehrere kleine Knollen erzeugt hatten. Die Mutterknolle selbst war theilweise in Fäulniss übergegangen; von ihrem einst vorhandenen Stärkegehalt fanden sich nur noch Spuren. Einige ihrer Gefässbündel hatten sich beträchtlich vergrössert. Auf die nähere Beschreibung ihrer Zusammensetzung dürfen wir jedoch unter Verweisung auf die Objecte des folgenden Versuches verzichten.

Aus Allem geht hervor, wie schwierig es ist, die Natur der Kartoffelknolle zu verändern, besonders ihre Lebensdauer zu verlängern. So gering die Aussicht auch war, mehr als in unserm letzten Versuch zu erreichen, es wurde doch noch ein letztes Experiment angestellt, das zugleich eine andere Frage beantworten sollte.

Bewahrt man im Frühjahre in einem mässig warmen Raume die Knollen auf, so bilden sie, wie bekannt, vergeilende Sprosse, an denen leicht Wurzeln entstehen. Es wurden nun aus verschiedenen Rassen solche Knollen ausgewählt, die nur je einen kräftigen terminalen Trieb von 12—15 cm Länge erzeugt hatten. Nachdem

dessen Scheitel abgeschnitten war, wurde er verkehrt, d. h. mit seinem apicalen Theile, bis zu 3—4 cm Tiefe in Erde gepflanzt, so zwar, dass die Mutterknolle nach oben gerichtet war. Um die Objecte am Umfallen zu verhindern, wurden sie an Stäben befestigt und nun zur einen Hälfte dem Dunkel, zur andern dem Tageslichte ausgesetzt.

Unter dem Einflusse der Dunkelheit und Feuchtigkeit des Bodens entwickelten sich, wie erwartet, die als Anlagen vorhandenen Wurzeln rasch und reichlich. An den im Finstern aufgestellten Objecten bildeten sich ferner aus den Knospen im Bereich der Erde Triebe, die emporwuchsen und zu den bekannten vergeilenden Gebilden wurden. Weiter entstanden im Boden Knollen, die jedoch fast stets klein blieben, wenn man die Sprosse ungestört wachsen liess. Anders aber, wenn man die Triebe, sobald sie über die Erdoberfläche hervortraten, zerstörte. Dann wurden die Knollen grösser, ja man erhielt in einzelnen Fällen eine so stattliche Brut, wie sie unsre Fig. 20, Taf. IV zeigt. Hier war fast die ganze Substanz der Mutterknolle in die Tochterknollen übergegangen.

Die beleuchteten Objecte verhielten sich, bei sonst derselben Behandlung, in der Hauptsache wie die der Dunkelheit ausgesetzten, abgesehen davon, dass die Mutterknollen und die Sprosse ergrünten. Nur die Knollen einer Rasse, die wir unter der Bezeichnung „May Queen“ erhalten hatten, bildeten eine auffallende Ausnahme. Es begannen nämlich, sobald im Boden so viel Wurzeln erzeugt worden, dass die Mutterknolle ausreichend mit Wasser versorgt war, ihre beim Beginn der Keimung noch ruhenden Knospen auszuwachsen. Unter sechs Objecten dieser Rasse entwickelten vier fast nur die Knospen des Scheitelendes, während an den zwei anderen die Triebe bis über die Mitte der Knollen hinaus entstanden. Von den Sprossen erreichten einige, besonders die scheitelständigen, beträchtliche Länge und Stärke. So brachte eine der Knollen 6 grössere Triebe hervor, deren längster 0,5 m maass. Die Blätter hatten der Gestalt und Farbe nach normales Aussehen; ihre Oberflächen waren glatt, nicht pathologisch gekräuselt. Diese Pflanzen wurden beständig dem intensiven Sonnenlicht ausgesetzt und ertrugen es ohne Störung. Um die Mitte des Juli zeigten sich an den Enden der Zweige die ersten Blüthenknospen, die jedoch früh abstarben. Bald darauf traten neue Blüthenstände auf. Dieses Mal entwickelten sich die Knospen weiter, bis zur Entfaltung, fielen dann aber auch ab.

Als die Sprosse einige Grösse erlangt hatten, begann an ihrer Basis eine lebhafte Thätigkeit. Es entstanden hier anfangs einzelne, dann immer zahlreichere Stolonen, die sich unter der Wirkung des Lichtes theilweise zu kurzen Laubsprossen gestalteten. Solche Ausläufer gingen ferner aus den Sprossen hervor, die nur geringe Länge erreicht hatten und dann im Wachsthum stehen geblieben waren. Später verdickten sich manche Stolonen und wurden zu kleinen grünen Knollen. Dies geschah jedoch hauptsächlich nur an den Sprossen der dem Boden nahen Scheitel-Region der Knolle, weniger in deren Mitte und so gut wie gar nicht in ihrem basalen Theile. Eine solche Pflanze mit der centralen dunkelgrünen Mutterknolle und den daraus hervorgehenden Laubsprossen, mit ihren Stolonen-Büscheln und Tochterknollen bot ein überraschendes Bild dar. (Fig. 3, in welcher die kleinen Tochterknollen den in den Boden ragenden, verkehrten Sprosstheil verdecken.)

Als die ersten Objecte, mit denen der Versuch angestellt worden war, so unerwartet gediehen, wurde er im Monat Mai mit noch mehreren Knollen derselben Rasse von Neuem ausgeführt. Es wiederholten sich die bei jenen beobachteten Vorgänge, mit Ausnahme dessen, dass die Laubtriebe kürzer blieben. Die Stolonen-Büschel und die aus naheliegenden Gründen nicht so zahlreichen Knollen nahmen dieselben Orte ein, die für die ersten angegeben wurden.

Eilen wir nun zum Schlusse unseres Versuches. Die Pflanzen hielten sich frisch und äusserlich gesund bis in die Mitte des August und theilweise noch darüber hinaus; dann zeigten sich die Anfänge des Verfalles. Die Mutterknollen wurden an einzelnen Stellen weich und gingen in Zersetzung über. In der nächsten Zeit gewahrte man davon an den Laubsprossen noch keine Folgen, später aber wurden ihre Blätter allmählich gelb und starben endlich ab. Die grösseren Tochterknollen hatten nunmehr den Umfang von Taubeneiern erreicht; ihrer waren 4—6 vorhanden, dazu noch eine Anzahl kleinerer. Beim Herausnehmen der Objecte aus dem Boden ergab sich, dass nur an einem zwei kleine unterirdische Knollen, an allen übrigen dagegen keine solchen erzeugt worden waren. Fast überflüssig mag die Bemerkung erscheinen, dass alle Pflanzen in ihren Töpfen reiche Wurzel-Systeme hervorgebracht hatten.

Werfen wir nunmehr einen Blick auf die Vorgänge, die sich im Inneren der Pflanzen abspielten.

Wie die Untersuchung ergab, führten die Achsen aller Laubsprosse in ihren unteren und mittleren Theilen Reserve-Stoffe, besonders Stärke; diese fand sich in allen parenchymatischen



Fig. 3.

Elementen, am meisten in denen des Markes. Der Gehalt nahm von oben nach unten zu und war am reichsten in der Nähe der Ansatzstelle der Triebe. Wohl zu beachten ist, dass auch das in den Boden hinabragende Stammstück reichlich mit Stärke versehen war. Ausserdem war ein grosser Stärkevorrath in der Mutterknolle vorhanden, sowohl in ihren schon abgestorbenen, als in den noch frisch erhaltenen Theilen. In den Elementen der letzteren liessen sich ferner die Plasma-Körper mit den Zellenkernen unschwer auffinden.

Im Hinblick auf den Stoffwechsel darf nicht unerwähnt bleiben, dass die Stärkekörner in den oberen Stengeltheilen meist die stäbchenförmige Gestalt theilweise gelöster Gebilde, dagegen in dem unteren verkehrt stehenden Stammstücke fast ausschliesslich ellipsoidische oder rundliche Form hatten. Von jenen Orten wanderten offenbar stets, wenn auch langsam, Kohlenhydrate nach den jungen Knollen, indessen die Stärke in diesem Organ der Hauptsache nach abgelagert wurde. Die Körner der Mutterknolle waren meist gross und unversehrt, corrodirte nur in geringer Zahl vorhanden.

Die anatomischen Veränderungen, welche eine in den Grundstock der Pflanze eingeschaltete Mutterknolle erfährt, wurden schon in unserer ersten Arbeit kurz beschriebeu. Hier werden daher Andeutungen um so mehr genügen, als sich die für die *Oxalis*-Knollen genauer angegebenen Verhältnisse im Wesentlichen wiederholen. Dem lebhaften Wachsthum der Laubsprosse an unserer Mutterknolle entsprechend, hatte diese beträchtlich stärkere Gefässbündel erzeugt, als sie in unseren früheren Versuchen beobachtet wurden. Die Stränge verliefen von der Ansatzstelle der Sprosse bis zu dem Scheiteltriebe, der als Träger des Ganzen in die Erde reichte. Ihr secundär gebildeter Gefässtheil bestand aus Gefässen und Tracheiden. Jene hatten im Querschnitt verschiedenen, theilweise bedeutenden Umfang; sie waren theils kurz, von fast parenchymatischer Gestalt, theils von mässiger Länge. Ihre Wände waren dicht mit Tüpfeln besetzt, diese selbst behöft, der Hof bald von rundlich-elliptischem, bald von verlängertem Umriss. Die Tracheiden hatten grössere Länge, als die Gefässe, sie führten bald reichlich, bald wenig Tüpfel. Ihre Wanddicke war beträchtlich, so dass man auf dem Querschnitte Holzzellen vor sich zu haben meinte.

Wie der Gefäss-, so war auch der Basttheil der Bündel secundär kräftig ausgebildet. Er bestand in seinem inneren Theile

aus Siebröhren und den sie gewöhnlich begleitenden Elementen, im äusseren aus lang gestreckten Zellen mit etwas verdickten, aber nicht verholzten Wänden.

Nicht übergehen dürfen wir, dass auch der ursprünglich vergeilte, die Mutterknolle tragende Spross nachträglich einen Ring starker Gefässbündel entwickelt hatte, deren wasserleitender und mechanischer Theil, seiner Aufgabe entsprechend, von bedeutendem Umfange war. Die Ausbildung der mechanischen Elemente hätte sich durch stärkere Belastung wahrscheinlich noch mehr fördern lassen, als wirklich geschah. Die Knollen waren an den Stäben in der Art befestigt, dass auf den tragenden Sprossen nur ein geringer Theil der Last des ganzen Systems ruhte.

An die vorhin angeführten Thatsachen knüpfen wir zum Schluss eine Betrachtung der inneren Vorgänge, besonders der Störungen, die der Stoffwechsel unserer Pflanze erfahren hatte.

Zunächst ist zu bedenken, dass das aus dem Boden aufgenommene Wasser und die darin gelösten Salze durch den am Scheitelende bewurzelten Terminal-Spross in verkehrter Richtung strömte; ebenso bewegte es sich in der Mutterknolle in abnormaler Richtung. War es dagegen in die Laubsprosse gelangt, so strömte es hier in normaler Weise. Der ganze Verlauf unserer Versuche berechtigt nicht zu dem Schlusse, dass die Wasserbewegung in den Objecten jemals gestört worden wäre. Die Sprosse welkten nie. Doch muss dahingestellt bleiben, ob die Bewegung in den abnormal gestellten Theilen, wenn auch nur wenig, so doch etwas verlangsamt worden ist, und ob damit nicht theilweise der Umstand zusammenhängt, dass die Laubsprosse, obschon von kräftigem Wachsthum, doch nie den Umfang solcher erreichten, die an normalen Topfpflanzen entstanden. In der Hauptsache beruhte dies sicher auf Störungen der gleich zu besprechenden Art, aber die Möglichkeit, dass auch die Wasserzufuhr dabei von Bedeutung war, ist nicht von der Hand zu weisen.

Um nun zur Bewegung der plastischen Stoffe überzugehen, so stammt das zum Bau des Wurzel-Systems im Boden erforderliche Material wahrscheinlich lediglich aus der Mutterknolle. Seine Bewegung ist normal in den Elementen des leitenden Organes, abnormal aber in Beziehung auf den Erd-Radius, doch dürfte dieser Umstand schwerlich eine Störungsursache darstellen.

Bedeutend dagegen sind die Störungen in den oberen Laubsprossen. Diese Organe lagern unter normalen Bedingungen die

reichlich erzeugten Reserve-Stoffe früh in Tochterknollen ab, deren Bildung hier durch den Einfluss des Lichtes gehemmt wird. Die Producte sammeln sich daher im Stengel und den Blattstielen an, die Assimilation in den Blättern wird gestört — Thatsachen, die, wie wir früher gezeigt haben, in das Wachsthum des Sprosses hemmend eingreifen. Kräuselten sich auch an unseren Objecten die Blattflächen nicht, so wird doch die Thatsache, dass die Triebe, auch die stärkeren, noch beträchtlich an Grösse hinter den normalen zurückblieben, wesentlich auf diese Störung zurückzuführen sein.

Gross sind ferner die Störungen im Stoffwechsel der Mutterknolle. Unter normalen Bedingungen ist sie auf eine rasche Abgabe ihrer Reserve-Stoffe eingerichtet und stirbt dann ab. In unserem Versuche nun kann das Material nicht in gehöriger Weise auswandern und bleibt daher zum grossen Theile aufgespeichert. Die Stärkekörner haben, wie erwähnt, theils noch normale Gestalt, theils sind sie mehr oder weniger gelöst. Ob die Zellen im Stande sind, von den Laubsprossen erzeugte und neu zugeführte Glukose zu condensiren, konnte nicht entschieden werden. Die Bildung der jungen Knollen an der Basis der Laubsprosse spricht dagegen. Doch dürfen wir, und zwar mit einiger Bestimmtheit, annehmen, dass die Bündel in der Knolle die von den Laubsprossen strömenden Assimilate zu leiten vermögen, denn, wie früher angegeben, führten die in höherer Region an der Mutterknolle stehenden Laubsprosse an ihren Basen keine Knollen, wohl aber die in der Nähe des Scheitels entspringenden grösseren und kleineren. Die letzteren hatten oft grosse Knollen, deren Substanz nicht von ihnen selbst erzeugt sein konnte, sondern hergeleitet worden sein musste. Ein Theil davon mag aus der Mutterknolle stammen, der grössere aber höchst wahrscheinlich aus den oberen Laubsprossen, die sonst, gleich den tiefer stehenden, Knollen erzeugt haben würden, um ihr Reserve-Material unterzubringen.

Warum aber entstanden an diesen Objecten, von zwei kleinen Knöllchen an einer Pflanze abgesehen, nicht Knollen im Bereich der Erde, wo die Dunkelheit ihre Bildung begünstigte? Ihre Nichterzeugung an diesen Orten erscheint um so auffallender, wenn man bedenkt, dass der terminale, verkehrt stehende Sprosstheil das plastische Material zur Herstellung eines reichen Wurzel-Systems zu leiten und selbst Reserve-Stoffe zu speichern vermochte; wenn man ferner erwägt, dass, wie wir früher gesehen, Knollen anderer Rassen den grössten Theil ihrer Reserve-Substanz zur Bildung von

Tochterknollen an dem verdunkelten Scheiteltheile abgaben. — Eine Antwort auf diese Frage lässt sich nicht geben. Das ganze Verhalten der Knollen der May-Queen lehrt, dass ihnen besondere Structur- und Gestaltungsverhältnisse eigen sind, und lässt vermuthen, dass auf diesen das Ausbleiben der Knollenbildung im Boden beruhe.

Die grosse Verschiedenheit, welche die Knollen der verschiedenen Rassen unter denselben Versuchsbedingungen offenbaren, mahnt von Neuem daran, dass man auf diesem Gebiete Schlüsse, die allgemein gelten sollen, nur mit grosser Vorsicht ziehen darf.

Bei allen Abweichungen aber, die die Knollen der verschiedenen zum Versuch verwandten Rassen auch zeigen, in dem einen Punkte stimmen sie alle überein, dass ihre Lebensdauer eng begrenzt ist. Sie sterben rasch ab, wenn sie ihre Reserve-Stoffe schnell abgeben können; sie bleiben länger erhalten und vegetiren selbst sehr frisch, wenn man sie in das System des Organismus in der Art einschaltet, wie es in unserem letzten Versuche geschah. Die grosse Summe von inneren und äusseren Lebensreizen, die ihnen hier zu Theil wurden, vermag ihr Leben zu verlängern, und ihre Leitbündel sogar zu lebhaftem Wachsthum anzuregen. Aber nach einigen Monaten tritt auch an diesen Knollen stets der Verfall ein, selbst dann, wenn ihre Parenchym-Zellen mit wohlausgebildeten Plasma-Körpern, mit Kernen und reichem Stärkeinhalt versehen sind. Dies ist gewiss eine befremdende Thatsache. Von den mancherlei Möglichkeiten, die man zur Erklärung heranziehen kann, seien hier nur folgende hervorgehoben.

Man kann die Ursachen erstens lediglich in den Plasma-Körpern der Zellen suchen. In unserer ersten Arbeit wurde experimentell gezeigt, dass man im Stande ist, die Reserve-Substanz der Knolle direct in die jungen Knollen überzuführen, ohne Dazwischentreten einer assimilirenden Laubspross-Generation. Die Lebensdauer der Mutterknollen-Substanz wird dadurch um ein Jahr verlängert. In der alten Knolle wäre sie abgestorben, in der jungen bleibt sie lebendig. Es ist klar, dass diese Veränderung nur durch die Thätigkeit der Vegetationspunkte, aus denen die neuen Organe hervorgehen, verursacht sein kann. In Verbindung mit diesem embryonalen Gewebe gestaltet sich die Substanz um. — Man kann nun annehmen, dass deren Structur so beschaffen sei, dass sie sich nur eine begrenzte Zeit zu erhalten vermag und verfällt, wenn sie nicht inzwischen in den Wirkungskreis jener Vegetationspunkte

gelangt. — Wäre dies richtig, dann hätten wir den Sitz der Ursache des Verfalles unserer Knollen lediglich im Plasma ihrer Zellen zu suchen.

Eine zweite Möglichkeit besteht darin, dass die Zellenhäute der Knollen nur für eine begrenzte Zeitdauer gebaut wären, dass sie nach Ablauf dieser Zeit verfielen, und ihre Zersetzung die der Plasma-Körper nach sich zöge. Die heute herrschenden allgemeinen Ansichten über das Verhältniss des Plasma zur Haut sind einer solchen Erklärung nicht günstig, aber es liegt auf der Hand, dass sie trotz dessen richtig sein kann. — Endlich ist es ja auch noch möglich, dass in beiden, im Plasma und in der Haut, die Ursachen des Verfalles ruhen.

Welche dieser Möglichkeiten nun zutrifft, und wie die Vorgänge im Einzelnen verlaufen, wird die zukünftige Forschung lehren.

Theilweise Ersetzung des Stammes durch die Wurzel.

Versuche mit *Dahlia variabilis.*

Wie in unserer Arbeit über Transplantation gezeigt wurde, kann man Rindenringe und andere Stücke einer Wurzel in das Gewebe des Stammes einschalten und dadurch veranlassen, theilweise die Functionen des Stammes zu erfüllen. Es soll nunmehr ein Versuch anderer Art erörtert werden, in dem die Wurzel ebenfalls gezwungen wurde, die Aufgaben des Stammes im Organ-System der Pflanze partiell zu übernehmen, und sich neuen Aufgaben anzupassen. Dabei kommt zugleich eine nicht unwichtige Veränderung des Entstehungsortes des Organes in Betracht.

Die Georgine, *Dahlia variabilis,* erzeugt bekanntlich zweierlei Wurzeln, dünne fadenförmige, wesentlich der Zufuhr des Wassers und der darin gelösten Salze, daneben mechanischen Zwecken dienende, und solche, die in ihrem basalen Theile knollig anschwellen und ausser den Functionen der dünnen Glieder noch die des Speicherns der Reserve-Stoffe erfüllen. Die beiden Wurzelformen werden an der Basis des Stammes gebildet. In der bei uns gebräuchlichen Kultur sterben im Herbste die dünnen Wurzeln und die zarten Verlängerungen der Knollen ab; erhalten bleiben nur diese und das kurze Stammstück, an dem sie stehen und das zugleich die Knospen führt. Im Frühjahr entstehen die neuen Faserwurzeln an den untern Enden der Knollen und an der Basis

der aus den Knospen hervorgehenden Laubsprosse. Bei der künstlichen Vermehrung spaltet der Züchter den Stamm der Länge nach in der Art, dass jedes Stück mit je einer oder zwei Wurzelknollen und mindestens einer kräftigen Knospe besetzt ist. An der daraus hervorgehenden Laubachse werden dann im Laufe der Vegetations-Periode zu den alten so viele neue Knollen erzeugt, als zur Ablagerung des Reserve-Materiales erforderlich sind. Theilt man dagegen das System nicht, sondern pflanzt es als Ganzes ein, dann bildet sich eine grössere Zahl von Laubsprossen und deren Umfange entsprechend entstehen neben den alten Knollen neue. Setzt man das Auspflanzen der ungetheilten Systeme mehrere Jahre fort, so erhält man dichte, mächtige Knollenmassen. In unseren Kulturen zählte ein solches gegen 30 Wurzelknollen. Wohl zu beachten ist, dass auch in diesen dichten Complexen die jungen Knollen stets aus dem Stengelgrunde hervorgehen. Nur sehr selten kommt es vor, dass eine neue Knolle am unteren Ende einer alten entsteht.

Der mit der Georgine angestellte Versuch hatte nun folgende Form. Es wurden einzelne grosse oder auch zwei kleinere Knollen mit den zugehörigen Stammstücken nicht ganz, sondern mit ihren unteren, den apicalen, Enden nur soweit in den Boden gepflanzt, dass etwa drei Viertel ihrer Länge daraus hervorragten. Drei Fragen sollten durch diesen Versuch beantwortet werden. Erstens, ob die Wurzel im Stande sei, den Stamm in Beziehung auf Wasser- und sonstige Stoffleitung, sowie in mechanischer Hinsicht zu vertreten; und, wenn dies der Fall, welche Veränderungen sie dabei erfahre. Zweitens, ob die neuen Knollen am normalen Orte, an der Stengelbasis, entstehen; oder ob sie aus dem Scheitelende der alten hervorgehen. Endlich drittens, ob die der Wirkung des Lichtes ausgesetzten Knollen auch noch als Speicher-Organe dienen, ob sie vor allem Inulin in genügender Menge ablagern können.

Trotz der ungewöhnlichen Verhältnisse bewurzelten sich die Objecte rasch und gestalteten sich zu kräftigen Pflanzen. Als sie im Herbste aus den Töpfen genommen wurden, fand man, wie erwartet, dass an den Spitzen der alten Knollen neben den dünnen Wurzeln junge Knollen entstanden waren, deren Zahl und Grösse dem Umfang des oberirdischen Verzweigungs-Systems jedoch nicht ganz entsprachen. Offenbar waren bei der Erzeugung der Knollen an dem ungewohnten Orte innere Schwierigkeiten zu überwinden. Dies ging auch daraus hervor, dass an dem einen Object keine Knollen, sondern nur auffallend kräftige cylindrische Wurzeln erzeugt worden

waren, Formen, wie man sie unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht beobachtet. Die Untersuchung lehrte, dass sie die Aufgabe der Knollen theilweise übernommen hatten, denn sie führten in ihrer Rinde reichlich Inulin und starben im Winter in der trockenen Erde nicht ab, sondern blieben bis auf ihre dünnen Enden frisch.

Nachdem der Versuch so weit gelungen war, ergab sich von selbst die Frage: wie werden die Objecte sich verhalten, wenn man das Experiment wiederholt, nun aber das erste Knollenstockwerk ganz und auch das zweite bis auf ein kurzes Ende über die Erde erhebt? Der Versuch wurde ausgeführt. Nach anfänglichem Zögern begannen die bis dahin ruhenden Knospen an den Stammtheilen sich zu entwickeln, erst langsam, dann rascher. Offenbar waren aber im Stoffwechsel noch geraume Zeit Störungen vorhanden, denn die Blätter der grossen Objecte hatten bis über die Mitte des Sommers hinaus eine helle, fast gelblich grüne Farbe, die jedoch bei sorgfältiger Pflege später schwand und in einen dunkeln satten Ton überging.

Beim Herausnehmen der Objecte aus den Töpfen im Herbste zeigte sich, dass sie zu den beiden vorhandenen, und zwar am Scheitel des jüngeren, ein neues Knollenstockwerk gebildet hatten. Besonderes Interesse erregte die Pflanze, an der im vorhergehenden Jahre keine eigentlichen Knollen, sondern die erwähnten kräftigen cylindrischen Organe erzeugt worden waren. Sie hatte nunmehr an einem von diesen, in beträchtlicher Entfernung von dessen Ansatzstelle, eine ellipsoidisch gestaltete Knolle hervorgebracht, deren kurze Achse mit der Längenachse der Wurzel zusammenfiel. Verglichen mit der verlängert cylindrischen Form der normalen Knolle der Rasse gewährten diese Gebilde einen auffallenden Anblick. Ferner war die eine der kräftigen cylindrischen Wurzeln nunmehr knollenförmig angeschwollen.

Das Gelingen des Versuches reizte zu erneuter Wiederholung, die im Sommer 1897 mit zwei Objecten vorgenommen wurde. Drei Wurzelstockwerke ragten jetzt, bis auf die Spitze des jüngsten, aus dem Boden empor. Dieses Mal begann die Entwickelung der Laubtriebe noch später, als im vorigen Jahre; an der einen Pflanze, derselben, die die vorhin erwähnte ellipsoidisch geformte Knolle erzeugt hatte, dauerte die Ruhe sogar bis in den Juni, so dass man das Object schon aufgab. Dann erzeugte es aus einer versteckten Knospe plötzlich einen Trieb, der sich später kräftig entwickelte. Auch in diesem Sommer fiel anfänglich die mattgrüne Farbe der Pflanzen auf,

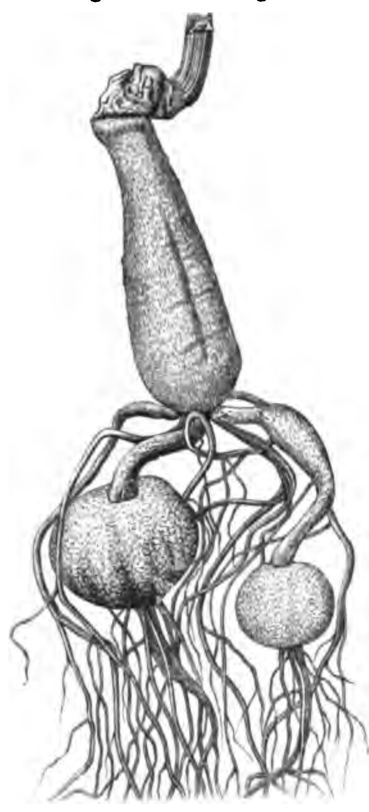
die aber in der Folge wieder verschwand. Endlich erreichten die Objecte bedeutenden Umfang, und blühten in normaler Weise. Als man sie im Herbst dem Boden entnahm, fanden sich folgende Verhältnisse. An der einen Pflanze, Fig. 4, waren am Scheitel der vorhandenen beiden Knollen drei neue gebildet worden, eine grössere und zwei kleine. Ausserdem hatte sich eine der kräftigen Faserwurzeln des vorigen Jahres im Boden durch locale Anschwellung zu einer stattlichen Knolle gestaltet; zwei weitere kleine Knollen waren in ähnlicher Weise entstanden. Diese an ihren zarten Trägern gleichsam aufgehängten Gebilde waren sehr auffallend. — Die zweite Pflanze, jene mit der ellipsoidisch geformten Knolle, die beim Beginn des Versuches bis zu etwa halber Höhe aus dem Boden hervorragte, hatte noch eine zweite Knolle von derselben Gestalt erzeugt, indessen die erste nicht unbeträchtlich gewachsen war (Fig. 5, p. 28).



Fig. 4.

Von Neuem wurde der Versuch mit den zwei Objecten fortgesetzt im Sommer 1898. Nun waren es vier Knollenstockwerke, die über der Erde standen. Leider brachte die zuletzt genannte Pflanze, dieselbe, die im vorhergehenden Jahre erst spät noch einen Spross getrieben, keinen solchen mehr hervor. Offenbar fehlte es an Knospen. Der eben genannte Trieb war bis zu seiner Ansatz-

stelle abgestorben, und an dem alten Achsentheile kein Auge mehr vorhanden. Die Wurzel vermag zwar wohl Wurzeln, aber keine Adventiv-Knospen hervorzubringen. Da nun jene auch von unserem Object erzeugt wurden und, wie es schien, aus dem feucht gehaltenen Boden reichlich Wasser aufnahmen und den Knollen zuführten, so entstanden in diesen bald Störungen, die die Fäulniss der Organe zur Folge hatten. Auf das Leben der knospenlosen Knollen im Allgemeinen ist hier noch nicht einzugehen; ein späterer Abschnitt wird darüber das Nähere bringen.


Fig. 5.

Das zweite Object verhielt sich in der Hauptsache wie im Sommer 1897. Es bildete ein stattliches Spross-System mit zahlreichen Blüthen. In der Pflege aber beging man dieses Mal ein Versehen. Um die theilweise dünnen Wurzeln des unteren Endes vor der störenden Wirkung des intensiven Sonnenlichtes zu schützen, wurden die zwei unteren Stockwerke mit einer Schicht weissen Fliesspapiers umgeben. Als im Hochsommer noch kein starkes Wachsthum der Knollen wahrzunehmen war, so wurde die Umhüllung den Herbst hindurch, während dessen der Verfasser längere Zeit von Tübingen abwesend war, erhalten. Die Folge dieser schwachen Beschattung war, dass die Knollen des letzten Jahres sich beträchtlich verdickten, und dass, wie sich später ergab, in der Erde nur ein einziger Knollenansatz erzeugt worden war. Aus dieser einen Thatsache schon geht die Bedeutung des Lichtes für den Verlauf unseres Versuches deutlich hervor.

Auf zwei Punkte ist hier noch hinzuweisen, deren bisher nicht gedacht wurde.

Schon im ersten Sommer nach der Einleitung des Versuches

gingen aus der Stengel-Basis, dicht über der Ursprungsstelle der alten Knolle, kräftige Wurzeln hervor, die höchstens 10—12 mm lang wurden und dann im Wachsthum still standen. Ihr Aussehen deutete darauf hin, dass es sich um einen Versuch der Objecte handelte, junge Knollen am normalen Orte zu bilden. Um zu prüfen, ob diese Vermuthung richtig sei, wurde das einfache Experiment angestellt, eine solche Wurzel mit einer Stanniol-Mütze zu versehen und damit den Scheitel des Organes dem Dunkel auszusetzen. — Die Folgen zeigten sich bald: die Wurzel wuchs zu einer Knolle heran, welche nach kurzer Zeit die Hülle sprengte. Dies ist ein weiterer Beweis dafür, dass die Veränderung des Ortes der Knollen an unseren Versuchspflanzen auf dem hemmenden Einflusse des Lichtes und der fördernden Wirkung der Dunkelheit beruht. Die beschriebene Anlegung der Knollen wurde von den Objecten jedes Jahr von Neuem versucht.

Der zweite hier noch hervorzuhebende Gegenstand ist die Form der Knollen. Man beobachtet nämlich die wichtige Thatsache, dass die Gestalt der Knollen sich mit ihrer Stellung im System verändert. Die Glieder des zweiten Stockwerkes hatten, von dem einen früher erwähnten Falle abgesehen, noch normale Form, im dritten dagegen trat entweder an allen, oder doch an einem Theile, eine Veränderung ein: sie entwickelten sich weniger in die Länge, als in die Dicke. Im vierten Jahre wurde dieser Unterschied noch ausgeprägter, alle Knollen wuchsen jetzt verhältnissmässig wenig in die Länge, dafür aber stark in die Dicke. In dem einen erwähnten Beispiele nahmen sie sogar schon im dritten Stockwerke abgeflacht ellipsoidische Gestalt an. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Knollen der *Oxalis crassicaulis* unter gewissen Umständen. Hierüber und über die Deutung der Erscheinung wird später das Nähere mitgetheilt werden; doch sei schon hier betont, dass die Form des Gebildes also nicht allein von seiner Substanz, sondern auch von anderen Bedingungen abhängt.

Soviel über unsere Versuche.

Zur Histologie der Knollen.

Wir haben nunmehr festzustellen, ob und in welcher Richtung sich die Knollen in ihrem inneren Bau verändern. Wie bei den Stengelknollen der *Oxalis crassicaulis* dürfen wir erwarten, dass auch sie, den gesteigerten Aufgaben entsprechend, die sowohl in Be-

ziehung auf Stoffleitung, als auf Festigkeit gestellt werden, die zur Leistung der Functionen erforderlichen Elementarorgane entweder verstärken oder neu bilden; verstärken, wenn sie schon in der normalen Knolle vorhanden sind, neu bilden, wenn sie ihr fehlen. Zur mechanischen Aufgabe bemerken wir, dass es sich hier hauptsächlich um Säulenfestigkeit handelte, da die Pflanzen stets sorgfältig an Stäben befestigt wurden. Die Biegungsfestigkeit der Knollen würde ohne Frage den Anforderungen nicht entsprochen haben, die sie unter den ungewohnten Verhältnissen hätten erfüllen sollen, wenn man die Pflanzen ohne Stützen hätte wachsen lassen.

Zum Verständniss der Veränderungen werfen wir auch hier zuvor einen Blick auf den Bau des normalen Gebildes. Eine Knolle jugendlichen oder mittleren Alters hat in den verschiedenen Höhen, das Organ aufrecht gedacht, ungleiche Zusammensetzung. In dem dünneren oberen Theile, an der Ansatzstelle, ist sie in mechanischer Hinsicht fest gebaut. Sie weist hier einen kleinen, central gelegenen Holzkörper auf, der aus radial verlängerten Bündeln besteht. Diese führen in ihren Xylem-Theilen erstens einzeln liegende oder zu kleinen Gruppen vereinigte Gefässe, zweitens Holz-Parenchymzellen, die die Gefässe umgeben, drittens Libriform-Fasern, welche den Raum zwischen den genannten Elementen einnehmen. Diese Zusammensetzung verändert sich allmählich beim Uebergange in den verdickten Theil. Es nimmt die Zahl der Holzzellen nach und nach ab, bis endlich in der fleischigen Region keine mehr vorhanden sind. Die Gefässe liegen bekanntlich in radialen Reihen, wie eingestreut in das strahlige Parenchym. Sie treten auch hier einzeln oder in kleinen Gruppen auf und sind theils von zartwandigen Parenchymzellen, theils von derbwandigen kürzeren oder längeren Elementen umgeben, die charakteristische, netzartige Verdickungsleisten führen. Man wird diese Formen schwerlich anders, denn als Holz-Parenchymzellen bezeichnen können.

Aehnlichen Verhältnissen, wie man sie im oberen Theile der Knolle findet, begegnet man im unteren beim Uebergang in die faserige Wurzel. Auch hier treten Holzzellen auf, anfangs in geringer Zahl, dann häufiger, bis endlich im dünnen Theile unter der Knolle ein geschlossener kleiner Körper von Strängen auftritt, die ihrer Hauptmasse nach aus Holzzellen bestehen, denen die Gefässe eingelagert sind.

Die Siebtheile in der Knolle sind nicht stark entwickelt und bestehen aus den bekannten Elementen. Hartbastzellen werden

nicht erzeugt, wohl aber wird in der äusseren Rinde ein Ring kleiner Gruppen von dickwandigen Parenchymzellen gebildet, die in ihrer Gesammtheit ein Netz um den ganzen Körper darstellen und offenbar, wie der feste Kork, die Aufgabe haben, gegen radial von aussen wirkende störende Einflüsse zu schützen. — Auf die Form und Verbreitung der Oelgänge haben wir hier nicht einzugehen.

Etwas abweichend gebaut sind manchmal ältere Knollen, besonders solche mit verlängerter Form. Hier findet man auch in der fleischigen Region in den zuletzt entstandenen Theilen der Bündel kleine Holzzellengruppen, eine Thatsache, die man dahin deuten darf, dass die Organe erhöhten mechanischen Anforderungen zu entsprechen hatten.

Eine eigenthümliche Ausnahme vom normalen Bau wurde an einer langen Knolle von mittlerer Stärke beobachtet. Am oberen und unteren dünnen Ende war der vorhin beschriebene Bau vorhanden, abnormal aber die mittlere Region. Hier hatte das Organ um eine verhältnissmässig kleine Parenchymzellen-Gruppe einen Ring von radial verlängerten Gefässbündeln erzeugt, die dicht zusammen lagen und schmale Streifen von Holzzellen führten. Auf diesen festen Theil folgte ein beträchtlich entwickelter Mantel dünnwandigen Speichergewebes, das wie sonst aus dem Cambium hervorgegangen war. An der Peripherie fehlten die Holzzellen. — Die Erklärung dieses Baues wird mit der Annahme gegeben sein, dass die Wurzel ursprünglich nicht zu einer Knolle bestimmt war, und erst in Folge später eingetretener Bedürfnisse zum Speicher-Organ wurde. Nachdem schon in der faserförmigen Wurzel der feste centrale Theil gebildet worden, begann auf Grund unbekannter innerer Anstösse die Anlage des Speicher-Parenchyms an seiner Oberfläche.

Erwägt man die Ordnung der Glieder im Stock unserer Pflanze, so ergiebt sich das Verständniss des Baues der Knollen ohne Weiteres. Sie haben die oberirdischen Achsen zu tragen und sind dementsprechend mit mechanischen Elementen ausgestattet. Dass die Holzzellen im fleischigen Theile fehlen, kann nicht überraschen, wenn man bedenkt, dass das der Speicherung dienende saftige Parenchym auch in mechanischer Hinsicht leistungsfähig ist.

Vergleichen wir nunmehr mit der normalen Knolle eine solche, die den Bedingungen unseres Experimentes ausgesetzt war. Zur Untersuchung diene ein Glied des dritten Stockwerkes, von unten gezählt.

Hier fällt nun auf einem durch die fleischige Region geführten Schnitte der Unterschied im Bau des peripherischen Theiles alsbald auf. An der Grenze des schon beim Beginn des Versuches vorhandenen Speicher-Parenchyms beobachtet man einen stark entwickelten Holzkörper. Seine Bestandtheile, die Gefässstränge, führen ausser den reichlich vorhandenen Gefässen Holzmassen. Wie die Maceration lehrt, bestehen diese der Hauptsache nach aus Libriformzellen mit lang zugespitzten und übereinander greifenden Enden. Daneben findet man reichlich Holz-Parenchymzellen mit netzartiger Wandverdickung, die die Gefässe gleichsam umspinnen. In einer solchen Knolle entsprach jedem Jahre eine Schicht von Holzzellen; es waren deren drei vorhanden. Eine andere ebenso alte Knolle hatte jedoch nur zwei Schichten, und eine dritte Knolle desselben Alters verhielt sich in der gleichen Weise. Es scheint somit nicht, als ob jedes Jahr ein neuer Zuwachs an Holzzellen erfolge. Doch ist die regelmässige jährliche Erzeugung solcher Schichten aus mechanischen Gründen offenbar nicht erforderlich, da ja der Umfang des jährlich hervorgebrachten Laubspross-Systems annähernd constant ist. Man erhielt den Eindruck, als ob die fraglichen Elemente nur nach dem vorhandenen Bedürfniss gebildet würden, nicht aber darüber hinaus.

Ebenso wie der Holztheil, hatte auch der Weichbast den gesteigerten Aufgaben entsprechend seine Elemente vermehrt. Da es sich hierbei lediglich um deren Zahl, sonst aber um keine Veränderungen handelte, so können wir auf ein näheres Eingehen verzichten.

Von den beim Beginn unserer Untersuchungen aufgeworfenen drei Fragen sind bisher zwei beantwortet worden. Es bleibt uns nun noch die Entscheidung der dritten übrig, ob in den beleuchteten Knollen auch noch Rerserve-Stoffe, besonders Inulin, abgelagert werden. Zu dem Ende wurden Knollenstücke des am höchsten gelegenen und am stärksten beleuchteten Stockwerkes geraume Zeit in absoluten Alkohol gelegt. Bei der dann vorgenommenen Untersuchung ergab sich, dass die Zellen des Parenchyms sehr reichlich mit den bekannten Sphärokrystallen erfüllt waren; es schien, als seien sie sogar reicher daran, als die Elemente gewöhnlicher Knollen. Bedenkt man, dass die Erzeugung der Organe an dem ungewohnten Orte mit Hindernissen verbunden ist, so scheint begreiflich, dass nicht mehr entstehen, als unbedingt nöthig sind. Wahrscheinlich ist die gesammte Knollenmasse eines solchen Objectes geringer, als

die einer normalen Pflanze von demselben Alter und demselben Umfange der Glieder ausser den Knollen. Wäre dies in der That der Fall, dann ergäbe sich der grössere Reichthum jener Knollen an Reserve-Stoffen als nothwendige Folge.

Nach dem Gesagten darf man bestimmt annehmen, dass, wenn das Licht überhaupt hemmend auf die Ablagerung des Inulins einwirkt, dies nicht in hohem Grade geschehen kann. Denn fände ein solcher Einfluss statt, dann würde wahrscheinlich die Knollenbildung im Boden so ergiebig sein, dass die oberirdischen Organe gar nicht zur Speicherung in Anspruch genommen zu werden brauchten.

Noch eines Umstandes ist hier zu gedenken. Querschnitte durch die älteren oberirdischen Knollen hatten eine auffallend grünlich gelbe Farbe, so dass man beim ersten Anblick vermuthen konnte, es sei nachträglich Chlorophyll gebildet worden. Die nähere Besichtigung aber lehrte, dass es sich um sehr reichliche Ablagerung gelblichen Oeles in den Oelkanälen handelte. Aus der Vergleichung des Oelgehaltes einer normalen mit dem der genannten Knolle ging deutlich hervor, dass ein nicht unbeträchtlicher Unterschied und zwar zu Gunsten der letzteren vorhanden war.

Vertretung der Stengelknolle durch den Laubspross.

Versuche mit *Boussingaultia baselloides* H. B. et Kth.

Wir leiten die Reihe der nun folgenden Versuche mit dem Falle ein, in welchem die Stengelknolle durch den Laubspross oder, genauer, durch einen Theil des Laubsprosses, durch das Internodium, vertreten werden kann. Das für die Untersuchung sehr geeignete Object ist die in der Ueberschrift genannte Art. Der Erörterung der Experimente seien einige Bemerkungen über die normale Knollenbildung dieser Pflanze vorausgesandt.

An schwachen Individuen, die nur wenig Reserve-Stoffe erzeugen, beobachtet man eine oder zwei Knollen, die geringe Dicke, aber beträchtliche Länge haben, und eben so gut als fleischige Rhizome bezeichnet werden können (Fig. 16, Taf. III). In den Achseln ihrer Niederblätter entstehen Seitenknollen, welche an solchen Objecten nur geringes Wachsthum erfahren. Anders an kräftigen Pflanzen. Hier werden die Organe stärker, sie erlangen grösseren Durchmesser und entwickeln bald ihre Seitenknospen zu

Gebilden von derselben Gestalt. Wiederholt sich dieser Vorgang, so entstehen ganze Systeme von Knollenverzweigungen. Aus den Knollen gehen zahlreiche Wurzeln hervor, von denen aber in unseren Figuren stets nur wenige angedeutet sind.

Legt man im Frühjahr die Knollen-Systeme oder die einzelnen Knollen in den Boden[1]), so gehen aus den Terminal-Knospen Laubsprosse hervor, die theilweise rasch wachsen, anfänglich kurze, später längere, oft sehr lange, schlanke Internodien erzeugen und winden. Andere Sprosse bleiben kurz, bilden nur Internodien von geringer Länge, aber Blätter von mehr fleischiger Beschaffenheit, als sie denen der langen Triebe eigen ist. An den kurzen Sprossen wurde niemals Neigung zum Winden wahrgenommen.

Damit gelangen wir zu den Versuchen.

Es ist leicht, die Pflanze durch Stecklinge zu vermehren. Schneidet man aus beliebiger Region des Stengels, aus dem windenden oder nicht windenden Theile, Stücke und setzt sie als Stecklinge in den Boden, so bewurzeln sie sich an ihren basalen

---

1) Einige Bemerkungen über das Verhalten der Knollen unter verschiedenen Keimungsbedingungen dürften nicht überflüssig sein.

Legt man eine Knolle von geringer oder mittlerer Grösse in den Boden, so entwickelt sich ihre Terminal-Knospe zum Laubspross. Ist die Knolle stärker und mit Seitenknollen besetzt, so gehen gewöhnlich auch aus einzelnen von deren Endknospen Laubtriebe hervor. Die neuen Knollen entstehen an der alten oder an den unterirdischen Theilen der Laubsprosse.

Wird die Knolle aufrecht so tief in die Erde gesetzt, dass ihr apicales Ende bis zu einiger Länge frei emporragt, so gestaltet sich wieder die Endknospe zum Laubtriebe, der aber, so weit unsere Erfahrung reicht, fast immer kurz bleibt, nicht windet.

Pflanzt man dagegen die Knolle aufrecht und verkehrt in den Boden, so dass das basale Ende der Luft und dem Lichte ausgesetzt ist, dann geht der Laubspross bald aus einer unter-, bald ausserdem aus einer oberirdischen Knospe hervor, bald bloss aus einer oberirdischen. Es braucht kaum gesagt zu werden, dass das Licht als wichtigster Reiz bei der Entwickelung solcher Augen wirkt.

Unter den verkehrt eingesetzten Objecten nahm eines das Interesse in besonderem Grade in Anspruch. Es bildete nur einen Spross und zwar oberirdisch, dicht unter der basalen Schnittfläche. Dieser krümmte sich empor und erzeugte eine wohl entwickelte Assimilations-Fläche. Im Herbst ergab sich beim Herausnehmen der Pflanze aus dem Topfe, dass die Knolle sich senkrecht nach unten verlängert, dazu nicht unbeträchtlich verdickt und mit kleinen Seitenknollen versehen hatte (Fig. 2, Taf. III). Ihrer Wachsthumsrichtung nach verhielt sich also die Knolle wie eine Hauptwurzel. In der abnormalen Stellung hatte die Bewegung des Wassers in der Knolle in verkehrter Richtung stattgefunden, ein Umstand, durch den jedoch, wie der Zustand des Objectes lehrte, eine ergiebige Ernährung nicht verhindert worden war.

Enden rasch. Die Wurzeln entstehen theils aus dem an der basalen Schnittfläche erzeugten Callus, theils aus der Rinde. Sobald die oberirdischen Knospen sich zu Trieben mit genügender Assimilations-Fläche gestaltet haben, gehen aus den unterirdischen Augen Knollen hervor (Fig. 16, Taf. III). Dabei beobachtet man, dass der untere Stengeltheil etwas anschwillt. Die Verdickung kann entweder bloss auf das basale Ende beschränkt sein, oder auf längerer Strecke stattfinden. Die Stärke der Anschwellung zeigt unsere Figur; selten kommt es vor, dass sie bedeutenden Umfang erreicht und knollenförmig wird.

Die Wahrnehmung, dass die Achse des Stecklings sich im Boden verdickt — eine Thatsache, deren wahre Bedeutung erst erhellen wird, wenn wir auf die histologische Untersuchung eingehen —, führt alsbald zu einer geringen Veränderung unseres ersten Versuches. Wir stellen wieder Stecklinge her, jedoch nur aus Sprosstheilen mit Internodien von einiger Länge, und sorgen nun in nicht weiter zu beschreibender Weise dafür, dass der in die Erde ragende Theil lediglich ein knospenloses Internodium ist. Die Objecte bewurzeln sich und entwickeln ihre oberirdischen Theile ohne jede Störung, wie die Stecklinge unseres ersten Versuches, können aber in der Erde keine normalen Knollen erzeugen. Statt deren bilden sie aus ihren basalen Stengeltheilen je nach der Grösse der Pflanze mehr oder minder mächtige knollige Anschwellungen. Gewöhnlich haben diese birnförmige Gestalt und, von den Wurzeln abgesehen, ziemlich glatte Oberfläche (Fig. 15, Taf. III). Vereinzelt treten jedoch auch solche mit unregelmässigen Vorragungen auf, wie sie unsere Fig. 1 auf Taf. III darstellt. Die Untersuchung dieser Knollen lehrt, dass sie aus zwei Theilen bestehen, erstens aus einer Umgestaltung der Stengelachse selbst, zweitens aus dem an der basalen Schnittfläche erzeugten Callus. Der beiden Theilen zukommende Antheil an der Knollenbildung ist verschieden. Bald tritt der des Callus gänzlich zurück (Fig. 1, Taf. III), bald macht er sich mehr oder weniger geltend (Fig. 16, Taf. III). Als Regel darf ausgesprochen werden, dass die Thätigkeit des Internodiums die des Callus nicht unbeträchtlich überragt. Der Unterschied zwischen ihnen ist äusserlich meist unschwer sichtbar an der Verschiedenheit der Korkoberfläche der beiden Theile.

An das überraschende Ergebniss unseres letzten Versuches knüpften sich verschiedene Fragen.

Zur ersten Ausführung des Experimentes waren kräftige Sprosse verwandt worden. Es war nun zunächst, und zwar hauptsächlich in Hinsicht auf den histologischen Bau, festzustellen, ob das Gelingen des Versuches an eine gewisse Stärke des Triebes gebunden sei. Um diese Frage zu entscheiden, wurden Stücke von verschiedener Dicke, darunter solche von nur fadenförmiger Stärke, wie das in Fig. 25, Taf. III abgebildete, als Stecklinge in den Boden gesetzt. Es fand sich, dass selbst die in der eben angegebenen Abbildung dargestellte Dicke der Sprosse dem Gelingen des Versuches nicht im Wege stand, sorgfältige Behandlung der Objecte vorausgesetzt. Gerade aus dem fraglichen Triebe, der beim Beginne des Versuches genau gezeichnet wurde, ging das Object hervor, dessen unterer Theil in Fig. 26, Taf. III wiedergegeben wurde. Wie man sieht, hat sich der Spross über der Knolle nur mässig verdickt, der aus der oberen Achselknospe hervorgegangene lange, windende Trieb dagegen in seinem basalen Theile einen verhältnissmässig beträchtlichen Umfang gewonnen. Es sei hinzugefügt, dass das hier beobachtete Verhältniss zwischen dem Muttersprosse und der Ansatzstelle der Tochterbildung stets wahrgenommen wurde, wenn der erstere sehr zart war.

Die nächste Frage war, wie sich diese eigenthümlichen Knollen dem Einflusse des Lichtes gegenüber verhalten, ob dieses auch hier, wie bei der Kartoffel und anderen Arten, das Wachsthum hemme. Obwohl aus der Bildung der gewöhnlichen Knollen an Stecklingen mit Sicherheit geschlossen werden konnte, dass unsere *Boussingaultia* keine Ausnahme von der Regel bilde, so wurde der näheren Feststellung halber eine Anzahl Stecklinge verkehrt in den Boden gesteckt, derart, dass in den einen Fällen bloss das Internodium, in den anderen auch je eine Knospe in den Boden hinabragte. Um die Assimilations-Thätigkeit so ergiebig wie möglich zu machen, wurden an den oberirdischen Knoten die Blätter nicht entfernt. Als Ergebniss fand sich nach Monaten, dass an keinem dieser Sprosse im Bereiche des Bodens eine Wurzel gebildet worden, dass der apicale Sprosstheil stets bis zu einiger Länge abgestorben war, und dass er sich über dieser Region etwas verdickt hatte (Fig. 17, Taf. III). Schwach angeschwollen war ferner das in die Luft ragende basale Ende. Von den Achselknospen war die basale stets zu einem kleinen Knöllchen gestaltet, an den Objecten aber, deren in der Erde befindlicher Theil eine Knospe führte, auch diese, ja das Knöllchen hier war meist etwas stärker, als das an der Basis. —

Die Vergleichung des Verhaltens dieser Objecte mit dem der normal eingepflanzten lässt über die Bedeutung der inneren ortsbestimmenden Ursache und des Lichtes, über das Zusammenwirken der beiden Ursachen im einen Falle, über ihre antagonistische Wirkung im andern, keinen Zweifel. Eine nähere Erklärung scheint nach dem an anderem Orte über die Kartoffel Mitgetheilten nicht erforderlich zu sein.

Um zu sehen, ob sich durch Beleuchtung des oberen Knollentheiles das Wachsthum des unteren, dem Callus angehörenden Abschnittes beträchtlich steigern liesse, verfuhr man in folgender Weise. Nachdem die Internodial-Knolle im Boden einigen Umfang erreicht hatte, wurde sie so weit emporgezogen, dass der ganze eigentliche Stengeltheil über der Erde stand. Unserer Voraussetzung entsprechend vergrösserte sich von da an der beleuchtete Theil nur noch wenig, im Durchmesser um 1—2 mm, während der dem Callus angehörende Theil sich im Boden so weit entwickelte, bis er etwa halbkugelförmige Gestalt erlangt hatte. In keinem Falle ging sein Umfang jedoch über das Maass hinaus, welches auch an einzelnen Objecten beobachtet wurde, deren Knollen ihrer ganzen Länge nach von Erde bedeckt waren. Wohl aber trat eine Erscheinung ein, die an diesen nicht wahrgenommen wurde. Es gestaltete sich nämlich eine der über der Knolle stehenden Knospen zu einer eigenthümlichen Mittelbildung zwischen Laubspross und Knolle. Die Achse des mit Blättern besetzten Sprosses verdickte sich mehr oder weniger, höchstens jedoch bis zu der in Fig. 4, Taf. III angegebenen Stärke. An den kräftigsten Gebilden entstanden Seitenknöllchen, so dass das Ganze endlich die gezeichnete Gestalt erlangte. Aehnliche Körper, jedoch von ungleich ausgebildeterer Form, wurden an der Kartoffel-Pflanze gewonnen. Ein Versuch, diese Gestalten zu erklären, wird im zweiten Abschnitt unserer Arbeit mitgetheilt werden, auf den daher verwiesen sei.

Die dritte Frage betraf die Form unserer Internodial-Knollen. Es war zu entscheiden, ob und innerhalb welcher Grenzen sie sich verändern lasse. Zu dem Zwecke wurden die Internodien bis zu verschiedener Tiefe in die Erde der Töpfe gesteckt, bald so wenig tief wie möglich, bald so tief, als es die längsten Internodien, die zu erhalten waren, überhaupt gestatteten. Unsere Fig. 14 u. 23 auf Taf. III zeigen die äussersten Glieder der Reihe. Auf der einen Seite gewahrt man eine Knolle von langgestreckter, cylindrischer Gestalt, an der nur das untere Ende angeschwollen ist. Auf der

anderen hat der Körper flach ellipsoidischen oder annähernd kugelförmigen Umriss. Jene haben verhältnissmässig bedeutenden, diese geringen Umfang. Da alle Objecte zu derselben Zeit gepflanzt wurden und die Lebensbedingungen, von der Tiefe der Einsetzung abgesehen, dieselben waren, so lehrt schon die blosse Vergleichung der Knollen, dass in den Objecten mit den kleinen Formen Störungen im Stoffwechsel stattgefunden haben müssen. Dieser Schluss wird dadurch bestätigt, dass erstens an ihnen oberirdische Knollen oder doch Seitensprosse mit verdickten Achsen erzeugt wurden (Fig. 14); dass zweitens eine oder zwei ungewöhnlich starke Wurzeln auftraten, — ein Umstand, auf den wir später zurückkommen werden —, und dass endlich drittens an diesen Pflanzen die Blätter noch frisch und grün waren, nachdem die der übrigen längst gelbe Farbe angenommen hatten oder selbst schon abgeworfen waren. Die Nährstoffe hatten offenbar nicht normal abfliessen können, was sich deutlich daraus ergab, dass das Mark der Sprosse auch in hoher Region noch reichlich mit grobkörniger Stärke versehen war. Abweichungen in der Form, Kräuselungen, Faltungen, wie sie an den Blättern der Kartoffel unter ähnlichen Verhältnissen auftraten, wurden hier nicht wahrgenommen. Die sämmtlichen flach gesetzten Objecte, acht an Zahl, waren kleiner geblieben, als diejenigen, deren Internodien tiefer in die Erde hinabragten. Es muss jedoch dahingestellt bleiben, ob lediglich die Störungen im Stoffwechsel das geringere Wachsthum der Objecte herbeigeführt hatten.

Wir fanden früher, dass, wenn der in den Boden geleitete basale Theil des Stecklings mit Knospen besetzt ist, diese sich zu Knollen gestalten und den Nahrungszufluss hauptsächlich an sich raffen; die Mutterachse verdickt sich zwar, allein nur selten knollenartig. Um das Verhältniss zwischen der Achse und ihren seitlichen Tochterbildungen noch näher zu bestimmen, stellten wir folgenden Versuch an. Es wurde eine kräftige Achse mit möglichst grossen Blättern in Stücke mit je einem Blatte und der zugehörigen Achselknospe zerlegt. Ueber und unter dem Blatte befand sich je ein Internodial-Stück von mässiger Länge. Diese Stücke wurden horizontal so tief in Erde gelegt, dass nur die Blattfläche, das assimilirende Organ, in die Luft ragte. Ausnahmslos ergaben sich an zwölf Objecten die folgenden Verhältnisse (vergl. Fig. 22, Taf. III). Nach einiger Zeit trat aus dem Boden ein aus der Achselknospe entwickelter Laubspross hervor, der rasch heran-

wuchs. Als später die Objecte dem Boden enthoben wurden, fand man, dass eine basale Knospe des Tochtersprosses sich zur Knolle gestaltet und dass ausserdem auch die Basis des mütterlichen Organes sich etwas verdickt hatte. An dieser waren die ersten und stärksten Wurzeln erzeugt worden, denen offenbar erst später die der Knollen nachfolgten. Ein Blick auf das Ganze lehrte, dass der normalen Knolle, sobald sie entstanden, der Strom der Assimilate fast ausschliesslich zugeflossen war, eine Thatsache, die aus bald zu erörternden Gründen teleologisch wohl verständlich ist.

Was an diesen Objecten das Interesse besonders in Anspruch nimmt, ist der Umstand, dass die jedesmal vorhandene einzige Achselknospe nicht alsbald zur Knolle, sondern zum Laubsprosse wird und dass erst dieser die Knolle hervorbringt. Das mütterliche Individuum gestaltet sich zunächst selbst weiter aus, ehe es die Brut erzeugt. Wäre der zum Versuche verwandte Spross länger gewesen und hätte er mehrere Knospen besessen, dann würde sich ohne Zweifel die endständige zum Laubsprosse, die basale direct zur Knolle gestaltet haben. Ein ganz verschiedenes Verhalten werden wir, allerdings nur zu bestimmter Jahreszeit, an einer anderen unter unseren Versuchspflanzen wahrnehmen, an *Oxalis crassicaulis*. Darüber später das Nähere.

Verfolgen wir nun das Schicksal unserer mit Internodial-Knollen versehenen Pflanzen noch etwas weiter. Wie an den normalen, so gehen auch an ihnen die grünen Laubsprosse im Herbste zu Grunde; es bleibt endlich nichts übrig, als die nun knospenlose Knolle. Diese überdauert den Winter, bildet im Frühjahre neue Wurzeln und wächst im Sommer auf Grund der reichlich vorhandenen Reserve-Stoffe etwas in die Dicke, vermag aber keine Knospen hervorzubringen. Sie hält auch den zweiten Winter aus, und ihr Gewebe bleibt, wie die Untersuchung zeigt, frisch und gesund. Wie lange sie ihr Dasein zu fristen vermag, wurde bisher nicht festgestellt. Vermuthlich ist sie im Stande, noch Jahre lang auszuhalten. Ob es dabei förderlich ist, wenn man den oberen Theil der Wirkung des Lichtes aussetzt, bleibt noch zu untersuchen.

Anders gestalten sich die Verhältnisse dann, wenn dicht über der Internodial-Knolle in der Luft eine kleine Sprossknolle erzeugt, wenn das die beiden Knollen verbindende Stengelstück mit Reserve-Stoffen gefüllt wurde und die oberirdischen Theile nur bis zu der Sprossknolle abstarben. Dann entwickeln deren Knospen

sich im Frühling, und der Zusammenhang der so entstandenen Triebe mit der Internodial-Knolle bleibt ununterbrochen. Derartige Objecte waren aber in unserer ersten Reihe von Versuchen nicht vorhanden.

Um aber das Wachsthum der merkwürdigen Knollen weiter verfolgen zu können, wurden zwei davon im dritten Jahre durch Pfropfung mit Laubsprossen versehen. Die Reiser, durch Spalt-Pfropfen eingefügt, wuchsen sehr rasch an und entwickelten sich zu langen kräftigen Trieben. Es fiel auf, dass im Spätsommer und Herbste 1898 unter den zahlreichen Kulturen nur diese Pflanzen, und zwar reichlich, blühten, alle übrigen dagegen vegetativ blieben. Als nach dem Absterben der Triebe die Objecte dem Boden entnommen wurden, fand man die in den beiden Figuren 10 und 18 auf Taf. III in halber natürlicher Grösse dargestellten Gebilde; beide Knollen hatte man nach der Pfropfung nur soweit in die Erde gesetzt, dass der mit dem Reise versehene Theil daraus hervorragte. Beide waren nun hauptsächlich in dem von Erde bedeckten verdunkelten Theile gewachsen, der eine fast ausschliesslich. Der Umfang der Körper hatte beträchtlich zugenommen; ihre Grösse war die bedeutendste, die überhaupt bisher bei den Knollen wahrgenommen wurde. Ob es möglich ist, durch erneute Pfropfung den Umfang noch weiter zu steigern, wird sich im nächsten Jahre zeigen. Doch sprechen gewisse Zeichen dafür, dass die äusserste Grenze ungefähr erreicht sein dürfte. Ueber der grösseren Knolle ist nämlich erstens an dem einen Reise eine kleine Knolle erzeugt worden, zweitens haben sich mehrere Wurzeln fleischig, die eine geradezu knollenartig, verdickt. Beide Thatsachen deuten darauf hin, dass die Knolle die ihr zufliessenden Reserve-Stoffe nicht in genügender Weise ablagern konnte. Vielleicht darf man auch das reichliche Blühen der beiden Objecte in diesem Sinne deuten; wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine Compensation im Wachsthum.

Die hier berührten Fragen werden erst durch die Fortsetzung der Arbeit ihre Lösung finden.

Histologische Untersuchung.

Wenden wir unsern Blick nunmehr den Gewebeveränderungen zu, die bei der Umgestaltung des Internodiums in eine Knolle stattfinden. Eine vorhergehende rasche Betrachtung des Baues der normalen Organe kann dabei nicht unterlassen werden.

Der Bau des windenden Stengels unserer Pflanze, sein eigenthümliches secundäres Wachsthum, sind schon von Morot[1]) beschrieben worden. Wir führen hier das für uns Wesentliche der Sache nach eigener Untersuchung an. Auf dem uns vorliegenden Schnitte aus der oberen windenden Stengel-Region, der noch die primären Verhältnisse zeigt und kurz-elliptischen Umriss hat, schliessen sich an die Epidermis eine Lage von Collenchym-Zellen mit schwach verdickten Wänden und hieran 3—4 Schichten von Rindenzellen. Auf diese folgt ein geschlossener Ring mechanischer Zellen, der nach aussen scharf abgesetzt ist, nach innen aber in das angrenzende dünnwandige Gewebe übergeht; seine Mächtigkeit beträgt 3—5 Lagen. An ihn lehnen sich 14 collaterale Leitbündel, 8 grössere, die die längere Seite der Ellipse einnehmen und 6 kleinere, von denen 4 lediglich aus Weichbast bestehen. Das Mark zählt im kleinen Durchmesser 13—14, im grossen 18 bis 19 Zellen.

Die Bündel sind mit Cambium versehen und wachsen in die Dicke. Anfänglich werden nur Gefässe, später aber auch Holzzellen erzeugt. Da die mechanische Scheide die Vergrösserung der Bündel nach aussen verhindert, so geschieht diese nach innen, wobei das Mark zunächst in seinem centralen, bei weiterem Wachsthum aber auch in seinem peripherischen Theile bis auf die an die Bündel grenzenden 1—2 Zellenlagen zerstört wird. Ist dieser Zustand erreicht, so gewährt der Querschnitt ein auffallendes Bild: fast der ganze von dem elliptisch gestalteten Bastringe umschlossene Raum wird jetzt von den grossen Bündeln eingenommen, zwischen denen sich nur ein schmaler Streifen parenchymatischen Gewebes hinzieht, in dessen Mitte man die Wände der zerdrückten Zellen erkennt. Die Entwickelung der Bündel zeigt noch eine weitere Eigenthümlichkeit. In den den Gefässtheil abschliessenden zartwandigen Zellen entstehen Gruppen von Siebröhren und verwandten Elementen, so dass die grossen Stränge bicollateral werden. Nach Morot, der diese Thatsache zuerst beobachtete, hängt sie

1) L. Morot, Note sur l'Anatomie des Basellacées. Bulletin de la Société bot. de France, T. XXXI, Paris 1884, p. 104 ff. Weitere Angaben desselben Autors in den „Recherches sur le Péricycle etc.“, Annales des Sciences natur., VI. Série, Botanique, T. XX, Paris 1885, p. 217 ff. — Vergl. ferner die Bearbeitung der Basellaceae von G. Volkens in Engler's Natürlichen Pflanzenfamilien, III. Theil, 1. Abth., a, Leipzig 1893, p. 124 ff. — Sodann H. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart 1899, p. 749.

damit zusammen, dass die normalen Siebtheile bei der Vergrösserung der Bündel zerdrückt, und dass als Ersatz dafür die inneren Weichbasttheile gebildet werden. Von der Richtigkeit dieser Ansicht habe ich mich jedoch nicht mit Sicherheit überzeugen können. Die an der Aussenseite des wohl ausgebildeten Weichbastes der grossen Stränge vorhandenen, scheinbar zerdrückten Elemente haben oft unregelmässig verdickte Wände und treten in dieser Form auch an anderen Orten auf, an denen sich der angenommene Druck nicht voraussetzen lässt. Vielleicht handelt es sich um eine mit Wachsthum der Wände verbundene secundäre Veränderung der äusseren Weichbastzellen.

Ist das Wachsthum der Bündel bis zu dem beschriebenen Grade gediehen, ist der Raum innerhalb der Bastscheide der Hauptsache nach von Bündeln ausgefüllt, dann tritt eine neue Erscheinung ein: es wird die Scheide gesprengt, ein Vorgang, den Morot zwar auch schon gesehen, aber nicht näher verfolgt hat. Die Sprengung selbst und die Ausfüllung der dabei entstandenen Lücken gewährt hohes Interesse[1]). Der Riss erfolgt stets in der gemeinsamen Wandschicht zweier benachbarter Bastzellen (Fig. 57 u. 53, Taf. II). An diesem Orte ist offenbar die Cohäsion am geringsten. Der anfänglich schmale, zickzackförmig von aussen nach innen verlaufende Riss erweitert sich rasch und wird bald von den angrenzenden parenchymatischen Zellen ausgefüllt (Fig. 58 u. 54, Taf. II). Diese Elemente erfahren durch die Sprengung keinen Schaden; nur als seltene Ausnahme beobachtete man das Zerreissen einer Wand, wie in dem in Fig. 57 dargestellten Falle, wo die äussere Wand der inneren dünnwandigen Zelle zerrissen wurde. Normal beginnen sie in Folge der radialen und besonders der hohen tangentialen Spannung zu wachsen. Ihre Wände wölben sich von innen nach aussen und umgekehrt in die entstandene Lücke vor, verwachsen mit den sich treffenden Wandtheilen, schmiegen sich

---

1) Als der Verfasser die Untersuchung über die Sprengung des mechanischen Ringes ausführte, lagen genaue Angaben über ähnliche Vorgänge noch nicht vor. Während der Text dieser Arbeit niedergeschrieben wurde, erschienen jedoch zwei Aufsätze, in denen der Process für andere Arten dargestellt wurde: E. Schwabach, Ueber die Vorgänge bei der Sprengung des mechanischen Ringes bei einigen Lianen. Botan. Centralbl., Bd. LXXVI, Cassel 1898, p. 352 ff. — H. C. Schellenberg, Zur Entwickelungsgeschichte des Stammes von *Aristolochia sipho* L. Hérit. Festschrift zu Ehren Schwendener's, Berlin 1899, p. 301 ff.

Auf die beiden Arbeiten sei hier verwiesen.

dem Umriss der Bastzellen innig an, theilen sich und füllen so die sich vergrössernde Lücke vollständig aus. Bei der Sprengung der Bastzellen kommt es nicht selten vor, dass in geringer Entfernung zwei Risse entstehen, und dass dadurch kleine Gruppen solcher Elemente aus dem Zusammenhange gelöst werden; selbst die Abtrennung einzelner Zellen beobachtet man hier und da (vergl. die Fig. 54 u. 57, Taf. II). Derartige isolirte Zellen oder Zellengruppen verändern, was wohl zu beachten ist, die Structur ihrer Wand nicht; diese behält vielmehr ihre normale Farbe und sonstige Beschaffenheit, soweit sichtbar, bei.

Zu erwähnen ist noch, dass zwischen den grösseren benachbarten Bündeln interfasciculares Cambium entsteht, und dass bei längerem Wachsthum ein vollständiger Cambium-Ring hergestellt werden kann.

Werfen wir nun zunächst einen Blick auf die normale Knolle. Sie weist den Bau echter Speicher-Organe auf. Fast der ganze Körper besteht aus zartwandigem, parenchymatischem Gewebe, das der Hauptsache nach dem Marke, zum kleineren Theile der Rinde angehört. Der wichtigste Reserve-Stoff ist Stärke, mit der die Organe bald mehr, bald minder dicht gefüllt sind. Im letzteren Falle sind die Körner der Markzellen durchschnittlich nicht unbeträchtlich grösser, als die der Rinde; in ersterem ist der Unterschied geringer doch meist immer sichtbar. Zwischen den stärkeführenden Elementen finden sich Räume, die mit zähem, fadenziehendem Schleime erfüllt sind. Die Entstehung dieser Räume wurde nicht verfolgt, doch glauben wir in der Annahme nicht zu irren, dass sie Zellen und nicht Intercellularen darstellen. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die diesen Räumen angrenzenden Elemente sehr häufig nach Art der Thyllen in jene hineinwachsen, und dass diese vorragenden Zellen regelmässig und ausschliesslich mit feinkörniger Stärke gefüllt sind. Zwischen Rinde und Mark findet sich ein Ring von Leitbündeln, die radial gestreckte Gestalt haben und durch Bildungsgewebe, Cambium, verbunden sind. Der Gefässtheil dieser Bündel besteht aus primären Gefässen mit bekannter Sculptur der Wände und aus secundären Tracheen, die mit netzförmigen Leisten oder mit einfachen ovalen Tüpfeln versehen sind; mechanische Elemente fehlen vollkommen. Der Bast weist lediglich die Zellenformen des Siebtheiles auf; auch er führt keine mechanischen Elemente. Ausser den Bündeln des normalen Ringes erzeugt die Knolle zarte Stränge im Marke.

Diese stehen mit denen des Ringes in Verbindung und durchziehen das Mark-Parenchym in jeder Richtung. Sie weisen bald bloss die Elemente des Siebtheiles auf — dies schien der häufiger vorkommende Fall zu sein —, bald auch einzelne Gefässe. In stärkeren Knollen wurden diese Bündel regelmässig, in schwächeren dagegen nicht immer wahrgenommen.

Gewissermaassen einen Uebergang von der Knolle zum Laubsprosse bildet der meistens kräftige unterirdische Theil der Achse, der unmittelbar auf jene folgt, und bei der Keimung zuerst gebildet wird. Sein Mark und seine Rinde sind beträchtlich grösser als die des Laubsprosses und dienen zur Speicherung von Reserve-Stoffen. Die Leitbündel, verhältnissmässig gross, haben umfangreiche secundäre Gefässe, ausserdem mechanische Elemente, aber in geringerer Zahl, als die oberen Sprosstheile. Der Bastring ist nicht vollständig, sondern besteht aus einzelnen Streifen von Bastzellen, die vor den grösseren Gefässbündeln liegen. Die Entstehung dieser Mittelbildungen wurde nicht verfolgt. Man darf jedoch als ziemlich bestimmt annehmen, dass ihr Bau in der Hauptsache schon in der primären Ordnung beruht. Vor allem dürften die Bastbündel nicht durch Sprengung eines ursprünglich vollständigen Ringes entstanden sein. Der Umstand, dass die Streifen manchmal auf weiter Strecke vor mehreren, selbst grossen nebeneinander liegenden Gefässbündeln fehlen, Bündeln, die nicht nachträglich interfascicular eingeschaltet sein können, lehrt dies deutlich. Der Erzeugung des geschlossenen mechanischen Ringes geht also die Bildung gesonderter Baststreifen voraus. Endlich ist noch zu erwähnen, dass der auf den eben beschriebenen unterirdischen zunächst folgende, nicht windende oberirdische Theil der Achse sich jenem im Baue anschliesst, mit dem Unterschiede jedoch, dass die Rinde schmäler wird und die Stärke erhält, die sie in der windenden Region hat. Je weiter nach oben, um so mehr nimmt auch der Umfang des Markes ab, dazu schliesst sich allmählich der mechanische Ring, bis endlich der Bau des dünnen windenden Theiles hergestellt ist.

Nachdem wir, was nicht zu umgehen war, den Bau der normalen Sprosse und Wurzeln beschrieben haben, wenden wir uns nunmehr zur Erörterung der Vorgänge, die bei der Umgestaltung des Stengel-Internodiums zur Knolle stattfinden. Wir können uns hierbei um so kürzer fassen, da einer der dabei mitspielenden wichtigsten Processe, die Sprengung des Bastringes, schon im Vorstehenden betrachtet wurde.

Wie früher erwähnt, kann man die Stecklinge aus jüngeren oder älteren Sprosstheilen herstellen, aus solchen also, deren Mark noch unversehrt oder schon mehr oder weniger weit zerstört ist. Im einen wie im andern Falle wird die Bildung der Knolle eingeleitet durch Theilung der Markzellen. Es wird ein an Umfang meist rasch zunehmendes Parenchym gebildet, der Bastring zunächst an wenigen, dann an mehreren Orten gesprengt. Durch anhaltende Theilung hauptsächlich der centralen Elemente gelangen die Gefässbündel, wenn sie schon die inneren Theile des Körpers eingenommen hatten, wieder in peripherische Stellung. Die Cambium-Zellen, die sich bis dahin bloss träge theilten, beginnen nun eine lebhaftere Vermehrung, besonders zwischen den Bündeln. So wird durch die Thätigkeit in erster Linie des Markes, sodann des Cambiums und seiner parenchymatischen Producte, rasch ein umfangreicher Gewebekörper hervorgebracht. Wie im Marke der Knolle, so entstehen auch in ihm Gefässbündel und zwar von derselben Zusammensetzung und demselben Verlaufe, welche dort beobachtet wurden; nur sind diese Stränge in den grossen Internodial-Knollen theilweise grösser, als die des normalen Organes. Das Parenchym selbst gleicht in allen Punkten dem der gewöhnlichen Knolle, war aber in den untersuchten Fällen dichter mit Stärke gefüllt, als jenes.

Die Gefässbündel des Ringes verändern beim Wachsthum in der Knolle ihre anfängliche Gestalt; auch ist ihr secundärer Zuwachs verschieden von dem des Laubstengels. Zuweilen kommt es vor, dass das Cambium auch im Bereiche des Bündels Zellen von parenchymatischer Gestalt erzeugt, die sich mit Stärke füllen, wodurch der innere Gefässtheil bis zu verschieden grosser Entfernung vom später entstandenen, äusseren getrennt wird. Was den Zuwachs anlangt, so besteht dieser hauptsächlich aus Gefässen, die radiale Reihen bilden, und aus langgestreckten zartwandigen Elementen. Libriform-Fasern oder ähnliche mechanische Zellen werden nicht mehr erzeugt. Der ganze in der Knolle neu entstehende Bündelzuwachs nimmt die radial langgestreckte Gestalt an, die dem Strange der normalen Knolle eigen ist. Die Gefässe sind beträchtlich kleiner im Durchmesser, als die grossen des Laubstengels; diese haben rundlichen, jene polyedrischen Umriss.

Wohl zu beachten ist der Umstand, dass die in dem Laubstengel-Stadium erzeugten Gefässe und — wahrscheinlich in ihrem Gefolge — die zugehörigen Holzzellen im späteren Alter der Knolle zu Grunde gehen. Manche grosse Tracheen werden zunächst mit

Thyllen gefüllt, bevor ihre Wände sich bräunen; in anderen tritt die Farbenänderung ohne vorhergehende Thyllen-Bildung ein. Den grossen Gefässen folgen die benachbarten kleineren und die Holzzellen in der Zersetzung. In einzelnen Fällen wurde beobachtet, dass, und zwar offenbar in Folge abnormer Spannungen, in dem ganzen aus der Laubstengel-Periode stammenden Gefässtheile grosse Risse entstanden waren, die das angrenzende Parenchym durch Wucherung theilweise ausgefüllt hatte.

Ueber die nächsten Ursachen des Absterbens dieser Bündeltheile sind wir nicht unterrichtet. Als höchst wahrscheinlich darf man aber annehmen, dass der Vorgang darum eintritt, weil die Elemente jener Theile den physiologischen Aufgaben nicht entsprechen, welche die Knolle stellt; dass sie, weil ohne Function, sich innerlich, vielleicht in Folge mangelhafter Ernährung, verändern und endlich zu Grunde gehen. Die Berechtigung dieses Schlusses, soweit er die mechanischen Zellen betrifft, folgt aus der Thatsache, dass die Knolle solche nicht bildet, ihrer also nicht bedarf; offenbar ist der massige Parenchym-Körper fest genug gebaut, um den in mechanischer Hinsicht gestellten Anforderungen zu genügen. Schwieriger liegt die Sache hinsichtlich der Gefässe. Ihrer bedarf die Knolle, wahrscheinlich aber anderer Formen, als der Laubstengel. Sie erzeugt daher die nothwendigen Elemente und lässt darnach die aus der Laubspross-Periode vorhandenen zu Grunde gehen.

Werfen wir nun einen Blick auf die äussere Region. Nachdem das Mark seine Thätigkeit begonnen hat, der Bastkörper gesprengt worden ist, fangen auch die Zellen der Rinde an, sich zu theilen. Die ersten jungen Wände sind, der tangentialen Ausdehnung entsprechend, radial gerichtet, und dies gilt auch für die überwiegende Mehrzahl der später auftretenden. Schon früh aber beginnt auch die Rinde, die Zahl ihrer Zellenreihen zu vermehren. Diese Zunahme geht hauptsächlich von den inneren Lagen aus; ausserdem theilen sich die zartwandigen Elemente, die der Bastscheide auf der Innenseite angrenzen. Hieraus folgt, dass die durch die Sprengung entstandenen einzelnen Bastzellengruppen von den Siebtheilen weg mehr und mehr nach aussen gelagert werden. In starken Knollen findet man sie dicht unter dem Korkmantel der Peripherie. Ihre Wände sind bald, soweit die mikroskopische Untersuchung dies erkennen lässt, noch wohl erhalten, bald gebräunt. In diesem Falle werden sie von Kork umgeben und später

ausgeschieden, ein Schicksal, das bei längerer Lebensdauer der Knolle wohl alle Bastzellengruppen ereilen dürfte. Auch für diese mechanischen Elemente wird in der einjährigen Knolle kein besonderer Ersatz geschaffen; das Parenchym, daneben vermuthlich der Kork, treten auch für sie ein.

Die Rinde unserer Knollen erreicht ungefähr die Stärke, die ihr in der normalen Knolle zukommt. Sieht man von den wenigen äusseren, anfänglich mit Chlorophyll-Körpern versehenen Zellenlagen ab, so weisen ihre Parenchym-Zellen auch den Bau der entsprechenden Elemente der gewöhnlichen Knolle auf. In einem Punkte aber weicht sie ab: sie wird von secundär erzeugten Weichbastbündeln durchzogen, die in der Rinde der normalen Knollen, auch der grössten, niemals beobachtet wurden. Diese Bündel gehen von den Siebtheilen der Gefässstränge des Ringes aus und bilden ein unregelmässig gestaltetes Netz. Ihre Entstehung haben wir nicht verfolgt und können in Beziehung darauf lediglich Vermuthungen anstellen. Es wäre erstens möglich, dass sie in dem jungen Parenchym spontan angelegt würden, entweder von den Siebtheilen der Bündel des Ringes aus oder zunächst gänzlich unabhängig von diesen; zweitens, dass die primären Weichbastbündel durch parenchymatische Theilungen innerhalb derselben ganz oder theilweise nach aussen verschoben würden, in ähnlicher Weise, wie innere Gefässgruppen durch Parenchym-Bildung von den äusseren Theilen getrennt werden können. Welche der beiden Möglichkeiten zutrifft, müssen wir einstweilen dahingestellt sein lassen.

Endlich bleibt uns noch die Betrachtung des Callus übrig. Der Beginn seiner Anlegung wurde nicht beobachtet. Die schon entwickelteren Zustände lehrten deutlich, dass dabei hauptsächlich das Mark, darnach das Cambium betheiligt sind; ob auch die Rinde, schien zweifelhaft. In dem Wulste entsteht bald in einiger Tiefe unter dem Korke eine Bildungsschicht, ein Cambium, welches am Dickenwachsthum theilnimmt und Gefässbündel erzeugt. Man kann somit im Callus Mark, Rinde und Bündelschicht mit Cambium unterscheiden, die in die entsprechenden Gewebe des über dem Callus gelegenen Knollentheiles ununterbrochen übergehen. Sie unterscheiden sich von diesen um so weniger, da sowohl das Mark, als auch die Rinde Bündel führen, wie die beiden Gewebe der aus der Umwandlung des Stengels entstandenen Knollen-Region.

Bevor wir diesen Theil unserer Untersuchung schliessen, glauben wir noch auf einen Punkt hinweisen zu sollen. In den Organen,

die unter der Ueberwindung grosser Widerstände wachsen, wie die der Wirkung des Lichtes ausgesetzten oberirdischen Knollen, werden die Stärkekörner beträchtlich grösser, als in den unter normalen Bedingungen entstandenen. Auch schien es, als kämen unter ihnen mehr abnormal gebaute Gestalten vor, als unter denen der gewöhnlichen Knollen. Was die Form und Grösse der Stärkekörner in einer solchen anlangt, so sei auf die Figuren 11, 12 u. 16, Taf. II verwiesen. Ihre mittlere Grösse mag der des mit *m* bezeichneten Kornes entsprechen; die beiden grossen Körner haben einen Umfang, der gewiss nicht häufig übertroffen wird. — Mit diesen vergleiche man nun die in den Figuren 13, 14, 15, 28, 29 u. 30 auf Taf. II dargestellten grossen Körner oberirdischer Knollen. Sie übertreffen die grössten der normalen noch bedeutend, und diesem Unterschiede entspricht auch der zwischen den Körnern mittlerer Grösse. Abweichenden Gestalten, wie sie besonders drei der Körner aufweisen, begegnet man verhältnissmässig häufig. Dazu kommt noch ein weiterer Unterschied. Hauptsächlich in den äusseren Zellen treten zusammenhängende Massen kleiner Körner auf (Fig. 17, Taf. II), nicht selten Complexe von stattlichem Umfange. Solche Bildungen kommen auch in den normalen Knollen vor; sie sind hier aber kleiner und minder häufig.

Hinsichtlich alles Weiteren sei auf den Abschnitt über die Blattknollen der *Oxalis crassicaulis* verwiesen, wo die Unterschiede zwischen den Stärkekörnern der verschiedenen Organe ungleich beträchtlicher sind, als bei der hier behandelten Pflanze.

Ersatz der Stengelknolle durch das Internodium des Ausläufers.

Versuche mit *Oxalis crassicaulis*.

Das in der Ueberschrift angedeutete Vorkommen ist weniger auffallend, als das im Vorigen beschriebene, reiht sich ihm aber natürlich an. Es handelt sich hier darum, dass ein beliebiges Internodium eines Ausläufers, der unter normalen Bedingungen an seinem Scheitel als besonderes Gebilde die Knolle hervorbringt, zu einem solchen Organ, und zwar auch wieder direct, umgestaltet wird. Die Lösung dieser Aufgabe ist nur auf einem Umwege zu erreichen.

Beim Beginn unserer Untersuchung wurde beschrieben, wie man die Knolle der *Oxalis* in den Grundstock der Pflanze einfügen kann. Wird der Versuch in der Form ausgeführt, dass das Organ seiner ganzen Länge nach über der Erde steht, so erscheinen, wie schon angegeben, vor dem Herbste keine Stolonen. Zu der Zeit aber, wo an den normalen Pflanzen die Knollenbildung beginnt, entstehen sie in beträchtlicher Zahl sowohl an der Mutterknolle, als an den dicht darüber stehenden Stengeltheilen. Entfernt man diese meistens zarten und dem Boden direct zustrebenden Gebilde, so treten endlich lange, kräftige, meist in weitem Bogen durch die Luft abwärts wachsende Ausläufer auf. Diese Organe sind unsere Versuchs-Objecte und haben für die Beantwortung verschiedener Fragen Werth.


Fig. 6.

Die fraglichen Ausläufer gehen entweder direct aus der Mutterachse hervor, oder sie bilden sich aus den Scheiteln der unteren Laubsprosse. Im ersteren Falle sind sie ihrer ganzen Länge nach mit unentwickelten Blättern besetzt; im zweiten führen sie an der Basis Laubblätter, die bald rasch, bald allmählich in die unentwickelte Form übergehen (Fig. 6, die einen kleinen derartigen Spross darstellt). Die Umgestaltung des Laubsprosses in einen Ausläufer bildet eine auffallende Erscheinung. Man sieht, wie das Sprossende auf längerer, auf kurzer, ja selbst auf sehr kurzer Strecke seine Wachsthumsrichtung verändert, wie es horizontale oder abwärts geneigte Lage annimmt. Die Blattflächen werden kleiner und der Stiel in seinem zwischen der Fläche und der mit den Nebenblättern verwachsenen, scheidenartigen Basis gelegenen Theile kürzer. Die Abnahme geht bald so weit, dass die Fläche sich nicht mehr entfaltet und die genannten Stieltheile kaum noch sichtbar sind.

Zuletzt ist nichts mehr vorhanden, als eine kleine längliche Schuppe, die scheinbar stumpf endigt, an der man aber in der Regel bei näherer Betrachtung drei winzige Blattflächen auf sehr kurzem, einwärts gebogenem Stiel entdeckt. In diesem Umstande liegt ein Unterschied von den im Boden entwickelten Ausläufern, die bloss Schuppen ohne Flächen führen. — Unsere oberirdischen Organe erreichen bald beträchtliche Länge, ohne sich zu verzweigen, bald bilden sie kurze oder längere Seitenglieder.

Diese Stolonen erzeugen an ihren Scheiteln endlich Knollen, ein Vorgang, der hier noch nicht untersucht werden soll. Wichtig ist, dass sie ihrer ganzen Länge nach reichlich mit Reserve-Stoffen versehen sind, unter denen die Stärke weit hervortritt. Mit ihr sind die Zellen des Markes, der Rinde, der Markstrahlen dicht angefüllt. Hierauf beruht es, dass man die Stolonen von der Mutterpflanze getrennt als Versuchs-Objecte benutzen kann, eine sehr werthvolle Eigenschaft.

Schneidet man längere derartige Ausläufer von der Pflanze ab und legt sie in grosse Krystallisir-Schalen, deren Boden feucht gehalten wird, und bedeckt die Schalen mit Glasscheiben, so gehen die Scheitel der Organe bald in Knollenbildung über. Die Form dieser Knollen wird später näher betrachtet werden. Entfernt man den Scheitel des Sprosses, so gestaltet sich eine der terminalen Schnittfläche nahe stehende Knospe zur Knolle. Aus tiefer stehenden Blattachseln gehen Knollen gewöhnlich nur dann hervor, wenn ihre Producte denen der terminalen im Wachsthum vorangeeilt waren.

Wie aber, wenn man nun alle Knospen entfernt? Der Versuch ist möglich; man kann mit einem schmalen, scharfen Scalpell oder einer Scalpell-Nadel die Achselsprosse vollständig und in der Art entfernen, dass die Tragblätter unverletzt bleiben. Führt man das Experiment aus, so gewahrt man Folgendes. Ein Theil der Stolonen bleibt lange Zeit, selbst drei Monate und länger, frisch, ohne sich äusserlich zu verändern; dann endlich tritt Fäulniss ein. Andere dagegen erzeugen aus ihren apicalen Theilen Knollen und zwar einfach durch Anschwellung; wieder andere bilden aus einzelnen Blättern kleine Knollen, eine Erscheinung, die uns später beschäftigen wird; wieder andere endlich bringen beides, Stengel- und Blattknollen, hervor.

Die abnormen Stengelknollen, welche wir hier zunächst im Auge haben, entstehen, wie erwähnt, am Scheitelende der Stolonen. Sie umfassen ein Internodium oder deren zwei und gehen nach

hinten allmählich in die nicht verdickte Region über. Hier und da kommt es vor, dass hinter der endständigen noch eine oder zwei weitere, jedoch von geringerem Umfange auftreten (Fig. 4, 9, Taf. III). Die Form dieser Gebilde war stets länglich. An langen Versuchs-Objecten wurde auch beobachtet, dass das Sprossende auf längerer Strecke anschwoll, bevor es die terminale Knolle bildete. Wird der Versuch mit einer kleinen Abweichung angestellt, so zwar, dass man das basale, knospenlose Internodium eines Achselsprosses stehen lässt, dann schwillt dieses an, und man erhält nun daraus eine rundliche Knolle, vergl. die Figuren 2 u. 3, Taf. III, wo sie fast kugelrund ist. — Hat das Organ einige Grösse erreicht, dann beginnt der Ausläufer von hinten her nach und nach abzusterben, ein Vorgang, der dicht vor der Knolle endigt.

An die Besprechung der äusseren Gestalt knüpfen wir einige Bemerkungen über den inneren Bau unserer Internodial-Knollen. Die Vergleichung ihrer Structur mit der der darauf folgenden dünnen Internodien lehrt, dass die Anschwellung hauptsächlich durch die Volum-Vergrösserung der sämmtlichen parenchymatischen Zellen des Querschnittes hervorgerufen wird. Zelltheilungen kommen auch vor; man gewahrt sie in der Nähe der Gefässbündel und in der Rinde, besonders der äusseren, aber sie haben für den ganzen Wachsthumsvorgang nur wenig Bedeutung. Die Zeichnung und Messung von Zellengruppen aus dem Mark und der Rinde liessen darüber keinen Zweifel entstehen. — Die sämmtlichen Parenchym-Elemente mit Ausnahme der grossen Wasserzellen, über die später das Nähere angeführt werden wird, und der äussersten Rindenzellen sind dicht mit Stärke angefüllt. Mark und innere Rinde führen grosse, die äussere Rinde kleine Körner.

Besondere Beachtung verdient die Gestalt der Stärkekörner, die in den verschiedenen Organen mehr oder weniger grosse Unterschiede aufweist. Ein Theil dieser Formen ist schon hier zu erörtern.

Die in der normalen Knolle vorkommenden Gestalten sind in den Fig. 1—10, Taf. II wiedergegeben, am meisten begegnet man den in Fig. 3, 4 u. 8 dargestellten. Dem Korne 4 mag etwa die mittlere Grösse zukommen. Neben den regelmässigen Gestalten gewahrt man mancherlei Abweichungen; es werden kleine Buckel oder Fortsätze gebildet, die längeren Körner nehmen schwach gebogene Form an u. dgl. m. Fig. 6 u. 7, Taf. II. Selten

kommen bedeutendere Abweichungen vor, von denen wir zwei, Fig. 9 u. 10, abgebildet haben; Gestalten mit langen, hornartigen Auswüchsen, wie sie Fig. 10 wiedergiebt, sind hier Ausnahmen.

Kleiner und auch von etwas anderer Gestalt sind die Körner des Ausläufers. Von den drei Figuren 31, 32 u. 33, Taf. II stellen 32 und 33 etwa die mittlere Grösse, 31 eines der grössten dar. Die Form dieser Körner ist im Ganzen mehr rundlich, als die der normalen Knolle, auch weichen sie dadurch ab, dass am Orte ihres Kernes gewöhnlich Risse auftreten, die bei jenen seltener sind. Abweichungen in der Form beobachtet man hier im Ganzen nicht häufig.

An Grösse wieder denen der gewöhnlichen Knolle ähnlich oder gleich sind die Körner der knollenförmigen Anschwellung an dem Ausläufer; auch die Form ist der Hauptsache nach in beiden Organen dieselbe, doch erhielt man bei näherer Besichtigung den bestimmten Eindruck, dass unter den grossen Körnern der Anschwellung sich mehr Abweichungen von der normalen Form fänden, als in der gewöhnlichen Knolle. Nicht selten gewahrt man eigenthümliche Fortsätze wie in Fig. 18, 20 u. 22, Taf. II; hier und da kommen unregelmässige Gestalten vor (Fig. 19, Taf. II), und zuweilen beobachtet man auch Körner mit auffallenden hornartigen Verlängerungen (Fig. 21, Taf. II). Solche Formen bilden die Einleitung zu den seltsamen Gebilden, die in den Blattknollen erzeugt werden und bei deren Beschreibung erörtert werden sollen.

Zum Schluss weisen wir noch darauf hin, dass die uns beschäftigenden knolligen Anschwellungen sich zur Entscheidung einer wichtigen physiologischen Frage verwerthen lassen. Bekanntlich wurde früher, besonders von Sachs, und wird auch heute noch vielfach die Ansicht vertreten, dass die Wanderung eines Stoffes im Körper bestimmt werde durch dessen Verbrauch oder durch seine Bildung an einem Orte. Findet Verbrauch statt, so erfolgt Bewegung nach dem Orte hin; entsteht ein Stoff an einem Orte, so strömt er von diesem weg. Im einen wie im andern Falle handelt es sich nach dieser Ansicht lediglich um die Ausgleichung der Störungen im chemischen Gleichgewicht, die durch den Verbrauch oder die Erzeugung der Substanz hervorgerufen werden. Sofern es sich um einfache chemische Processe handelt, wird diese Vorstellung in den meisten Fällen zutreffen, nicht aber bei Gestaltungsvorgängen, besonders bei der Neubildung von Organen. Schon früher wiesen wir auf diesen Umstand hin und entwickelten

die Annahme, dass in solchen Fällen die den Ort der Neubildungen bestimmenden Ursachen, meistens Correlationen, zugleich auch die Bewegung der erforderlichen Nähr-Substanzen nach jenen Orten bewirkten. Einen Beweis der Richtigkeit dieser Annahme vermochten wir damals nicht beizubringen, glauben ihn nunmehr aber aus dem Verhalten der Objecte in unserem letzten Versuche ableiten zu können.

Der von der Pflanze abgeschnittene, mit Reserve-Stoffen gefüllte Ausläufer erzeugt aus seinem terminalen Scheitel eine Knolle, die allmählich alle aufgespeicherte Nahrung in sich aufnimmt. Nach Entfernung des Hauptscheitels geht die Knollenbildung auf einen oder auf mehrere der Achselsprossscheitel über. Worauf die besondere Fähigkeit des Scheitels beruht, sich zur Knolle zu gestalten, ist unbekannt. Man kann aber annehmen, dass die Ursachen dieses Vorganges ausschliesslich in jenem selbst ihren Sitz haben, dass dabei die übrigen Theile des Organes nicht in Betracht kommen. Träfe diese Annahme zu, dann stellte die junge Knolle ein Verbrauchs-Centrum für Stärke dar, — um nur dieses einen Baustoffes zu erwähnen —, durch welches das Gleichgewicht in der Lösung der Kohlenhydrate in den Zellen des Ausläufers so lange gestört würde, bis alle Stärke in der Knolle abgelagert wäre. Die Störung selbst würde sich von der Knolle aus von Zelle zu Zelle in bekannter Weise bis nach der Basis des Organes fortsetzen, ein Vorgang, den wir nicht weiter zu schildern brauchen.

Ist diese Ansicht richtig, dann folgt daraus, dass, wenn wir alle Vegetationspunkte an dem Ausläufer und damit alle Verbrauchs-Centren für Kohlenhydrate entfernen, und keine Adventiv-Bildungen möglich sind, keine Knollenbildung am Scheitel oder an einem anderen bestimmten Orte erfolgen kann. Diese tritt aber in manchen Fällen doch ein: es entstehen die terminalen Anschwellungen. Hieraus ergiebt sich, wie uns scheint, der bestimmte Schluss, dass die sämmtlichen lebendigen Zellen des Ausläufers die Richtung angeben, in der die Stoffe sich bewegen, dass der Ort der Neubildung von ihnen allen abhängt, und dass das System von Ursachen, welches hierbei thätig ist, sowohl anfänglich als auch später, die Bewegung der Nährstoffe regulirt. — Man wende nicht etwa ein, dass die Entfernung des Scheitels bloss eine Hemmung des Stromes sei, dass dieser, weil einmal in Bewegung, sich auch nach der Operation noch langsam fortsetze und damit die Entstehung der Anschwellung bewirke. Diese tritt meist

erst nach Wochen, zuweilen nach vielen Wochen, auf, eine Thatsache, die die Annahme eines solchen dauernden Stromes so gut wie ausschliesst.

Vertretung der Stengelknolle durch die Wurzel.

Versuche mit *Boussingaultia baselloides.*

Die Aufgabe, die Stengelknolle durch die Wurzel zu ersetzen, wurde am vollkommensten mit derselben Pflanze gelöst, die uns die Internodial-Knolle lieferte.

Schon im ersten Abschnitte haben wir darauf hingewiesen, dass an einzelnen, besonders behandelten derartigen Knollen fleischig verdickte Wurzeln auftreten. Wir erinnern an den Versuch, solche Organe im dritten Jahre mit Reisern zu versehen und zu abnormer Dicke heranwachsen zu lassen. An dem einen dieser Objecte war eine Wurzel knollig angeschwollen, eine zweite ebenfalls stark verdickt.

Ueber die Gestalt der Wurzeln unserer Pflanze geben verschiedene Figuren auf Taf. IV Auskunft. Sie sind lang und zart, die stärksten erreichen an der Basis höchstens etwa 2 mm Dicke. Bewahrt man im Winter gewöhnliche Knollen in trockener Erde auf, so sterben die zarten Wurzeln ab; die an den abnormalen Organen erzeugten stärkeren Wurzeln bleiben dagegen unter denselben Bedingungen frisch und unverändert.

Unschwer gelingt nun der Versuch, vollkommene Wurzelknollen zu erhalten. Es genügt, Blätter als Stecklinge zu verwenden. Schneidet man gesunde Blätter mit ihren kurzen Stielen in der Art vom Stengel ab, dass sie keine Knospen führen, steckt sie mit den Stielen in Erde und behandelt sie mit der nöthigen Vorsicht, so bewurzeln sie sich an der Stielbasis bald und ohne Ausnahme. Die Wurzeln entspringen, soweit bisher beobachtet, stets aus dem an der Schnittfläche gebildeten Callus, und entstehen einzeln oder in Mehrzahl. Eine solche Wurzel kann nun an einem kräftigen Blatte bis zu beträchtlicher Länge anschwellen und sich zu einer Knolle gestalten, die, was Länge und Dicke anlangt, einer normalen Knolle von mässigem Umfange gleicht[1]) (Fig. 7). Solche Formen treten

1) Auf das Verhalten der Blattfläche ist im Text nicht eingegangen, da es erst an anderem Orte erörtert werden soll. Hier sei nur kurz Folgendes angeführt. Nimmt man ausgewachsene Blätter zum Versuch, so gewahrt man, dass sie ihre

aber nur vereinzelt auf, ebenso die in Fig. 19, Taf. IV dargestellte. Hier ist die Hauptwurzel in ihrem basalen Theile kugelförmig angeschwollen; dieselbe Gestalt zeigen die aus der Hauptwurzel in ihrer oberen Region hervorgehenden Seitenwurzeln erster Ordnung. Häufiger als die eben genannten gewahrt man Bilder, wie das in der Fig. 26, Taf. III gegebene. Der Blatt-Basis entspringt ein rundlicher, knollenförmiger Körper, der ringsum mit Wurzeln besetzt ist, von denen einzelne mehr oder weniger, häufig selbst knollenförmig, verdickt sind. In diesen Fällen ist die Beurtheilung der morphotischen Natur der Knolle, die Entscheidung der Frage, ob sie eine Wurzel oder eine blosse Gewebewucherung der Blatt-Basis darstelle, schwierig. Da aber erstens in den einen Fällen die Knollen ausschliesslich von Wurzeln gebildet werden, da zweitens an den fraglichen Knollen leicht seitlich Wurzeln mit angeschwollener Basis entstehen, so ist wahrscheinlich, dass die hinsichtlich ihrer morphotischen Natur zweifelhaften Bildungen selbst nichts anderes als Wurzeln sind. Der Umstand, dass sie nach unten nicht, wie es in den anderen Fällen geschieht, in dünne Enden auslaufen, wird darauf beruhen, dass die anfänglich zarte Wurzel sich an der Basis einseitig in die Dicke entwickelte, ein Vorgang, durch den das dünne Ende in seitliche Stellung gelangte. Der Versuch, diese Frage auf histologischem Wege zu entscheiden, gelang nicht in erwünschter Weise.

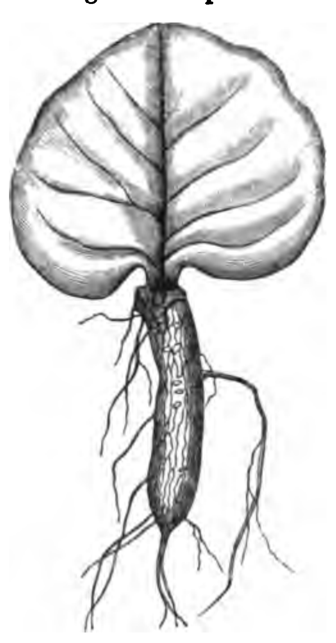


Fig. 7.

Fläche vergrössern und auch der Dicke nach zunehmen. Dieses ganze Wachsthum beruht bloss auf Volumen-Zunahme der Zellen. Werden dagegen junge, noch nicht ausgewachsene Blätter als Stecklinge benutzt, so steht ihre Entwickelung zunächst still, wird aber wieder aufgenommen, sobald sie sich bewurzelt haben, was in unseren Versuchen ausnahmslos geschah. Sie wachsen nun, bis sie einen Umfang erreicht haben, wie man ihn bei Blättern an der Pflanze nur ausnahmsweise gewahrt. Die Zunahme eines solchen jungen Blattes kann steigen, bis die Fläche die 3—4fache Grösse der ursprünglichen hat. Die Farbe solcher Blätter ist dunkelgrün, das ganze Aussehen sehr kräftig.

Wie die Internodial-Knollen, so können auch die Wurzelknollen keine Adventiv-Knospen erzeugen. Gleich jenen bleiben auch sie, wenn in richtiger Weise mit Wasser versorgt, im zweiten Jahre frisch und nehmen an Umfang zu. Um ihr ferneres Wachsthum beobachten zu können, wurden im Sommer 1898 fünf solcher Knollen durch Pfropfung mit Sprossreisern verbunden. Die Verwachsung trat bei allen mit Ausnahme eines einzigen rasch ein, und es entwickelten sich die Triebe in normaler Weise. An dem einen Object war nicht nur die Wurzel, sondern auch das Reis noch nach Monaten frisch, ohne aber zu wachsen. Als die Sprosse der vier anderen Pflanzen im Herbst bis auf die basalen Theile abgestorben waren, wurden die Knollen dem Boden entnommen. Alle hatten sich beträchtlich vergrössert und fleischig verdickte Seitenwurzeln erzeugt; an einem Object hatte eine solche bedeutende Länge erreicht. Auffallend war, dass an drei Pflanzen die Reiser über der Erde Stengelknollen bildeten. In einem Falle war diese nur klein, im zweiten grösser, im dritten sogar von dem Umfange, wie ihn die Fig. 8, Taf. IV zeigt. An dieser Pflanze waren aus der dem Boden nahen Stengelknolle auf der Unterseite zwei Wurzeln hervorgegangen, deren eine sich stark verdickt hatte. Die beiden Wurzeln wären rechtzeitig entfernt worden, wenn sie sich dem Blicke nicht entzogen hätten. Nachdem wir früher gefunden, dass die Hemmung des Knollenwachsthums im Boden die Bildung oberirdischer Knollen zur Folge hat, ergiebt sich alsbald die Annahme, dass die Bildung solcher Knollen an den fraglichen Objecten ebenfalls auf Hemmung des Wachsthums im Boden beruhe. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind die Wurzelknollen im Wachsthum beschränkt, beschränkter noch als die Internodial-Knollen. Obwohl das Verhalten der Objecte sehr für diese Deutung spricht, so kann doch auf Grund der drei Versuche kein bestimmter Schluss gezogen werden. Die Fortsetzung dieses Theiles der Untersuchung wird auch hier erst Aufschluss bringen.

Histologisches.

Was die histologischen Verhältnisse anlangt, so werden wenige Bemerkungen genügen. Der Gefässkörper der normalen Wurzel weist bald sechs, bald fünf primäre Gefässgruppen und damit abwechselnde Weichbastbündel auf; die Rinde besteht in den zarten Faserwurzeln nur aus wenigen Zellenlagen. Wächst die Wurzel

in die Dicke, so erzeugt das in gewohnter Art entstehende Cambium zwischen den Gefässgruppen Parenchym. Soll eine Knolle hergestellt werden, so theilen sich die Elemente dieses Gewebes neben denen des Cambiums in lebhafter Weise. Auch die wenigen centralen dünnwandigen Zellen des Gefässkörpers beginnen sich zu vermehren und Parenchym hervorzubringen. Dadurch können die primären Gefässgruppen von ihren Ursprungsorten beträchtlich entfernt werden. Aussen erzeugt das Cambium auch neue Rindenzellenlagen, deren Elemente sich ebenfalls lebhaft theilen. Auf diese Weise entsteht ein an Umfang mehr und mehr zunehmender Körper, an dessen Gewebe die ursprüngliche Ordnung sich nicht immer sofort erkennen lässt. Doch konnte in einer Reihe von Fällen die Wurzelnatur solcher Gebilde mit voller Bestimmtheit festgestellt werden. So fand man in der Fig. 7 p. 55 wiedergegebenen Knolle in dem dicht mit Stärke gefüllten Parenchym noch die sechs primären Gefässgruppen mit der charakteristischen Anordnung ihrer Elemente, ebenso in den Fig. 19, Taf. IV abgebildeten Organen. Dagegen gelang, wie schon erwähnt, histologisch der Nachweis der Wurzelnatur solcher Knollen, wie der in Fig. 26, Taf. III dargestellten, nicht mit derselben Sicherheit.

Zu erwähnen ist noch, dass die Wurzelknollen dicht mit Inhaltsstoffen gefüllt sind, und dass die Stärkekörner einen verhältnissmässig grossen Umfang erreichen. Es kehren hier ähnliche Verhältnisse wieder, wie wir sie bei den oberirdischen Sprossknollen fanden. Zur Vergleichung wolle man die Figuren 27, 50, 51 u. 52 auf Taf. II betrachten. Fig. 52 stellt eine Rindenzelle der Wurzelknolle aus mittlerer Region, Fig. 50 ein dem centralen Theile des inneren Parenchyms angehörendes Element dar. Fig. 27 giebt die Rindenzelle einer normalen Stengelknolle wieder, deren Lage der in Fig. 52, und Fig. 51 eine Markzelle, deren Ort der in Fig. 50 abgebildeten entspricht. Der Unterschied im Reichthum des Inhaltes ist hier sehr gross; man findet ihn nicht immer gleich, da der Stärkegehalt der Stengelknolle innerhalb gewisser Grenzen wechselt; vorhanden ist er aber, soweit unsere Erfahrungen reichen, stets. Die Figuren 39 u. 47, Taf. II zeigen zwei der grössten Stärkekörner der Wurzelknolle, Fig. 40, Taf. II ein Theilkorn mit Flächen, von denen sich die Schwesterkörner abgelöst haben. Wie man sieht, stehen die grossen Körner den grossen der unter dem Einflusse des Lichtes erzeugten, grünen Stengelknollen nur wenig nach; und das unter den grossen Körnern bestehende Verhältniss kann zugleich als das durchschnittliche bezeichnet werden.

Der Unterschied im Reichthum des Inhaltes an Reserve-Stoffen in den verschiedenen Organen wird wahrscheinlich darauf beruhen, dass das Wachsthum der Organe mit dem reichen Inhalte mit grösserer Schwierigkeit verbunden ist, als das der Glieder mit dem ärmeren Gehalte; bei jenen vermag offenbar das Wachsthum der Knolle mit dem starken Nahrungszufluss nicht Schritt zu halten. Für die unter der hemmenden Wirkung des Lichtes entstehenden Gebilde ist dies ohne Weiteres verständlich; man wird den Schluss aber auch auf die im Boden wachsenden Wurzelknollen ausdehnen dürfen, da höchst wahrscheinlich die Gestaltung eines solchen abnormalen Organes mit der Ueberwindung grösserer Widerstände verbunden ist, als die Bildung eines normalen unter denselben Bedingungen. — Ob auch das verschiedene Grössenwachsthum der Stärkekörner mit diesen Verhältnissen zusammenhängt, muss einstweilen dahingestellt bleiben.

Ueberblicken wir alles über *Boussingaultia* Mitgetheilte, so ergiebt sich, dass diese Pflanze dreierlei Knollen erzeugen kann: die normale Sprossknolle, die abnormale Internodial- und die ebenfalls abnormale Wurzelknolle. Nur die erste ist zur Erhaltung der Art fähig; sie allein führt die dazu erforderlichen Knospen, die den beiden anderen Formen fehlen, und die sie als adventive Bildungen nicht hervorzubringen vermögen. Doch kann die Internodial-Knolle dann zur Fortpflanzung dienen, wenn über ihr eine Knospe steht und das verbindende Stengelstück nicht zu Grunde geht; das arterhaltende Wachsthum geht dann von dieser Knospe aus.

Unserer Pflanze ist demnach eine ausserordentliche Gestaltungsfähigkeit eigen. Sie vermag ihre in den Blättern erzeugten plastischen Stoffe in dreierlei verschiedene Organe zu giessen, die alle als Reserve-Stoffbehälter dienen können. Damit aber eine der Arterhaltung fähige Knolle zu Stande komme, bedarf es der Erfüllung zweier Bedingungen: jener Stoffe und eines unterirdischen Sprosses, in den diese strömen können.

Versuche mit *Helianthus tuberosus.*

Mit dieser Pflanze gelang es zuerst, die Bildung knollig verdickter Wurzeln anstatt der Stengelknolle hervorzurufen, und es wurden die damals angestellten Versuche in unserer ersten Arbeit

beschrieben[1]). Wir kommen hier auf den Gegenstand zurück, und zwar um so mehr, als unsere früheren Angaben einiger Ergänzungen bedürfen.

Der einfache Versuch, Individuen aus Stecklingen zu ziehen, deren unterirdische Stengeltheile bloss aus Internodial-Stücken bestehen, wurde in verschiedenen Jahren wiederholt, jedoch nicht immer mit demselben Erfolge, soweit er die Knollen betrifft. Wie schon in der genannten Arbeit angegeben, setzen die Stecklinge der Bewurzelung keine grosse Schwierigkeit entgegen, sobald man sie nur während der ersten Zeit sorgfältig pflegt. Haben sie Wurzeln gebildet, so wachsen sie rasch heran, und erreichen je nach den Bedingungen mehr oder minder bedeutenden Umfang. Die grössten Stöcke entstanden in einer Kultur des Sommers 1898. Sobald die Sprosse im Frühjahr genügende Stärke erlangt hatten, wurden die Stecklinge hergestellt und die bewurzelten Objecte, fünf an Zahl, so zeitig wie möglich an eine geschützte Stelle in's Freie gepflanzt. Hier entwickelten sie sich unter den günstigen Bedingungen rasch. Jede bildete aus ihren beiden oberen Knospen zwei Triebe, die ungewöhnliche Grösse erlangten und mit auffallend grossen, dunkelgrünen Blättern besetzt waren. Zwischen ihnen und den daneben eingepflanzten Control-Objecten, Stecklingen, die im Boden je ein Knospenpaar führten, war bis in den Herbst im allgemeinen Aussehen kein Unterschied wahrnehmbar. Pathologische Erscheinungen, wie sie an der Kartoffelpflanze unter denselben Bedingungen auftreten, kommen an unseren Versuchspflanzen nicht vor.

Der warme Herbst des Jahres gestattete, die Pflanzen bis spät im November im Freien zu halten und ihr Wachsthum vollenden zu lassen. Dann wurden sie dem Boden entnommen, in Töpfe gepflanzt und im Kalthause aufgestellt. Hier aber begannen sie rasch zu verfallen; die Blätter und oberen Stengeltheile wurden gelb und später braun, die unteren Stammtheile dagegen erhielten sich noch lange Zeit. Dabei trat nun ein schon früher beschriebenes Verhalten ein: aus Rissen der Stamm-Oberfläche der Versuchspflanzen trat eine gelbliche Flüssigkeit hervor, an einzelnen Stellen in grossen Tropfen, auf der sich rasch Pilze ansiedelten und bald ausgedehnte Rasen bildeten. An den Control-Pflanzen war von dieser Flüssigkeit nichts zu gewahren. Auch hatten sich

1) a. a. O., p. 49 ff.

an zweien jener Pflanzen Knospen der Hauptachse, die nicht zu Laubtrieben geworden waren, zu Knollen gestaltet, die aber unter dem ihr Wachsthum hemmenden Einflusse des Lichtes nur geringe Grösse erreichten. Solche Knollen waren an den Control-Objecten nicht entstanden.

Unterschieden sich, wie erwähnt, Versuchs- und Control-Pflanzen im allgemeinen Aussehen nicht, so trat dagegen im Herbste eine freilich erst bei näherer Untersuchung wahrnehmbare Verschiedenheit auf. Der Stamm der Versuchs-Objecte wuchs in seinem basalen Theile stärker in die Dicke, als der der Control-Pflanzen. So hatte von den zwei kräftigsten Pflanzen der beiden Reihen das Versuchs-Object dicht über der Erde einen grössten Durchmesser von 26 mm, die Control-Pflanze nur von 18 mm. Dazu kam, dass die Ansatzstellen der beiden grossen Seitensprosse an der Hauptachse bei den Versuchspflanzen beträchtlich stärker angeschwollen waren, als an den zur Vergleichung gezogenen Individuen. Stärker noch als über dem Boden waren die Unterschiede der Stammdicke im Boden. Hier nahm der Durchmesser an den Versuchspflanzen rasch zu und erreichte über der einstigen Schnittfläche bis zu 48 mm, während an den Control-Objecten kaum eine Zunahme bemerkbar war. Der abnorm angeschwollene Theil des Stammes war nicht gleichmässig ringsum verdickt, sondern zeigte von oben nach unten verlaufende Hügel und damit abwechselnde Thäler.

Der Hauptunterschied aber zwischen den auf die verschiedene Weise entwickelten Pflanzen bestand in Folgendem. An den Individuen, die im Bereiche des Bodens Knospen führten, hatten diese sich zu Knollen-Systemen von ungewöhnlicher Grösse und theilweise auch von abnormer Form gestaltet. So war in einem Falle ein Gebilde erzeugt worden, an dem die zuerst entstandene Knolle mit einer ganzen Reihe von Tochterknollen besetzt war. Alle Wurzeln an der Hauptachse, den Ausläufern und den Knollen hatten die gewöhnliche faserförmige Gestalt; fleischige Anschwellungen waren niemals daran zu sehen. — Anders die Pflanzen, deren Stengeltheil im Boden knospenlos war; an ihnen war ein Theil der Wurzeln knollig verdickt. Die Anschwellung erstreckte sich über den basalen Theil des Organs, und erreichte bis zu 30 mm Länge und bis zu 16 mm Dicke. Meist ging der verdickte Theil in den schlanken faserförmigen allmählich über (Fig. 24 auf Taf. IV. Das Object ist in halber natürlicher Grösse wiedergegeben.) In einem

Falle nur war der Uebergang fast unvermittelt; hier hatte der verdickte Theil eine Länge von 30 mm und einen grössten Querdurchmesser von 19 mm, das ganze Gebilde eine an die normale Knolle erinnernde Gestalt, um so mehr, als seine Farbe gelblich weiss und die Oberfläche glatt war (Fig. 11, Taf. IV). Die Zahl solcher knollenförmigen Wurzeln betrug an einer Pflanze 8—10.

An den in den verschiedenen Jahren gezogenen Topfpflanzen ergaben sich bald ähnliche Verhältnisse, wie die eben beschriebenen, bald fanden sich Abweichungen davon. In einzelnen Fällen wurden fast gar keine Wurzelknollen erzeugt, in anderen besonders grosse und zahlreiche. Ein Beispiel der letzteren Art, im Sommer 1895 gezogen, giebt unsere Fig. 8, sie zeigt das Object, dessen Reichthum an abnormalen Knollen im Verhältniss zur ganzen Pflanze der grösste überhaupt beobachtete war. Der in den Boden hinabragende Internodial-Theil war hier nur kurz, und es stand dicht über der Erdoberfläche eine Knospe. Wie die Figur lehrt, hatte diese ihre Achse gestreckt und war zu einer kleinen Knolle geworden. Ihr geringer Umfang und die Bildung der grossen Wurzelknollen in ihrer Nähe geben einen Maassstab für den Grad des hemmenden Einflusses, den das Licht auf die Entwickelung der Stengelknollen ausübt.



Fig. 8.

Die sämmtlichen Wurzelknollen und das dazu gehörende abnormal verdickte Stammstück einer der grossen Pflanzen des Sommers 1898 bildeten eine nicht unbeträchtliche Masse. Verglich man sie aber mit dem Producte einer Control-Pflanze, so erschien sie auffallend gering. Um ein genaueres Bild des Verhältnisses zwischen den beiden Erzeugnissen zu gewinnen, wurde das Gewicht der normalen Knollen der einen Pflanze, und zur Vergleichung damit das Gewicht der sämmtlichen Wurzelknollen und des abnormal verdickten Stammes, ferner der angeschwollenen basal[illegible]r

beiden starken Seitenzweige bestimmt. Die Knollen der ersten Pflanze wogen nach sorgfältiger Reinigung 435 g, die angeführten Theile der zweiten Pflanze dagegen nur 120 g. Dabei ist wohl zu beachten, dass das zuletzt genannte Gewicht auch das des Holzkörpers des Stammes und der dünnen Verlängerungen der Wurzelknollen, die absichtlich nicht entfernt worden waren, mit umfasst. Wenn demnach das Gewicht der normalen Knollen der einen Pflanze das aller genannten Theile der anderen um annähernd das $2^1/_2$ fache übertraf, so geht daraus deutlich hervor, wie bedeutend die Störungen im Stoffwechsel der abnormal gebauten Objecte sein müssen. Wie mitgetheilt, wird ein Theil ihrer Reserve-Stoffe in Gestalt von Tropfen an der Oberfläche des Stammes ausgeschieden, ein Vorgang, der an den grossen Pflanzen, wie der Augenschein lehrte, recht beträchlich sein kann. Das Gewicht der ausgeschiedenen Substanzmenge lässt sich nicht bestimmen, doch ist nicht zu bezweifeln, dass es nur einen nicht grossen Bruchtheil der fehlenden Gewichtsmenge ausmacht. Da sonst kein Substanz-Verlust wahrzunehmen ist, so ergiebt sich als nächste Erklärung des grossen Unterschiedes die Annahme, dass in Folge der ungenügenden Ablagerung der Reserve-Stoffe in den abnormalen Behältern eine Stauung der Assimilate im Stamm entstehe, die nun hemmend auf den Productions-Vorgang in den Blättern einwirke. Das Bemühen zwar, die Störung im Blatte selbst nachzuweisen, hatte bisher keinen Erfolg; es wurden nicht die Stärkeanhäufungen im Assimilations-Parenchym gefunden, wie sie unter ähnlichen Verhältnissen in den Blättern der Kartoffel entstehen. Doch ist klar, dass daraus noch kein Beweis gegen die Richtigkeit unserer Erklärung entnommen werden kann.

Histologisches.

Bevor wir zur Untersuchung des inneren Baues unseres hypertrophischen Stammes und der Wurzelknollen übergehen, erinnern wir daran, dass die normale Knolle ein centrales primäres Mark führt, das aus isodiametrischen, unregelmässig geordneten, dünnwandigen Zellen besteht. An diese schliesst sich ein je nach der Grösse der Knollen mehr oder minder stark entwickelter, aus dem Cambium hervorgegangener Gewebekörper, zusammengesetzt aus zartwandigen, verlängerten, in radialer Richtung gereihten, lange theilungsfähigen Elementen, welche reich von Intercellularen durchsetzt sind (Fig. 5, Taf. IV). Die Reihen haben oft welligen Ver-

lauf. Diese Zellen bilden die wichtigste Ablagerungsstätte für das Inulin. — Die zarten, ausserhalb des Cambiums gelegenen Weichbaststränge und die mässig entwickelte, aus tangential verlängerten Elementen bestehende, Rinde bedürfen keiner näheren Erörterung.

Werfen wir nun zunächst einen Blick auf die hypertrophische Stamm-Region unserer Versuchspflanzen. Die erste Stufe der abnormalen Ausbildung besteht darin, dass die inneren Zellen der primären Rinde sich lebhaft nach allen Richtungen theilen (Fig. 12, Taf. IV). Der Vorgang beginnt an den Orten der Rinde, die zwischen den Hartbastbündeln der grossen Gefässstränge gelegen sind, und schreitet von da nach aussen fort. Die Elemente der drei oder vier äusseren Lagen aber theilen sich, der Ausdehnung der inneren Gewebe entsprechend, ebenfalls, jedoch wesentlich nur durch radiale Wände, so dass die Zahl ihrer Reihen nicht oder nur wenig zunimmt. — Die Höhe des Stammes, bis zu der diese Vorgänge beobachtet wurden, betrug an den grossen Pflanzen 40, selbst 50 cm.

Auf der zweiten Stufe des abnormalen Wachsthums betheiligt sich nicht bloss die Rinde, sondern auch das Cambium an den Theilungen. Durch seine Thätigkeit entsteht statt der Elemente des festen Holzkörpers ein zartwandiges Gewebe, dessen Zellen radiale Reihen bilden und in radialer Richtung verlängert sind (Fig. 13, Taf. IV). Die Aehnlichkeit dieses Gewebes mit dem strahlig geordneten der normalen Knolle springt alsbald in die Augen; es unterscheidet sich nur dadurch, dass seine Elemente etwas kleiner sind, als die der Knolle, und dass sie, soweit wir gesehen, niemals wellig gebogene, sondern nur gerade Reihen bilden. Die Höhe, bis zu der es am Stamm wahrgenommen wurde, betrug gegen 30 cm, und es reichte an den grossen Pflanzen über das ganze untere Internodium bis zur Ansatzstelle der starken Seitenäste. Da, wo es sich bildet, erfährt die Rinde ein entsprechend kräftiges Wachsthum. Findet dieses zwischen zweien der starken Hartbaststränge statt, so bilden die jungen Elemente auffallende, die Wachsthumsrichtung verrathende Reihen. Da die Bastzellen selbst sich nicht theilen können, mit den wachsenden Rindenzellen aber im Gewebeverbande stehen, da ferner die aussen an die Bastbündel grenzenden Rindenelemente sich nicht so lebhaft theilen wie die inneren, so tritt das Gewebe zwischen den Baststrängen wulstförmig vor. In diesem Wulste bilden die äusseren seitlichen Zellen nach aussen convexe Kurven, in denen die primären Mutterzellen noch leicht

erkennbar sind. Die Gestalt der Zellen, die Richtung der Wände lässt auf die Ursachen schliessen, die das Wachsthum beherrschen. Fig. 21 auf Taf. IV zeigt die aus zwei Mutterzellen hervorgegangenen Elemente solcher Reihen.

In der oberen Region des Stammes erzeugt das Cambium die dünnwandigen, radialen Zellenreihen niemals ringsum, sondern immer nur örtlich; und diesen Stellen entsprechen die wechselnd breiten, nach unten an Umfang zunehmenden Längsrippen. Bei starkem radialem Wachsthum der Reihen kann es vorkommen, dass die äussere Rinde platzt und das innere Gewebe als Wulst hervortritt. Dieses Vorkommen wurde schon in unserer ersten Arbeit beobachtet und auch bildlich dargestellt, bei den letzten Untersuchungen aber nicht in so ausgebildeter Form wahrgenommen wie damals.

Die beschriebenen abnormalen Gewebebildungen treten, wie erwähnt, an den höheren Stammtheilen nur örtlich und, was noch hinzuzufügen ist, sparsam auf; in der tieferen Region dagegen werden sie häufiger und umfangreicher; an der unterirdischen Basis endlich stellen sie einen mächtigen zusammenhängenden Gewebekörper dar, der den Holz-Cylinder rings umschliesst. Die Hauptmasse dieses Körpers bilden die inneren, dem Cambium entstammenden, dünnwandigen Elemente. Auf nähere Angaben über dieses, sowie über das Gewebe der kräftig entwickelten Rinde, dürfen wir unter Hinweisung auf das früher Gesagte verzichten. Nur eines Umstandes ist hier noch zu gedenken. Wie unter normalen Verhältnissen, so stirbt auch in den Stämmen unserer Versuchspflanzen das Mark früh ab, aber nur bis in die Nähe des basalen Endes; der untere, etwa 20—30 mm lange Theil bleibt frisch und lebendig.

Nach dem Stamme betrachten wir die Knollenwurzel. Man darf erwarten, auch in ihr dem charakteristischen Knollengewebe zu begegnen. In der That macht es den Hauptbestandtheil des ganzen Gebildes aus. Es umgiebt den seiner Aufgabe entsprechend wohl ausgebildeten Gefässkörper als mächtiger Mantel, der selbst nur von einer Rinde überzogen ist, deren Durchmesser etwa der einer normalen Stengelknolle gleichkommt. Die radial gereihten Elemente sind hier etwas grösser, als im Stamme und von lockererem Gefüge, sodass die Aehnlichkeit mit Zellen des normalen Organes noch grösser wird (Fig. 6, Taf. IV).

Der Umstand, dass der Stamm sich in der Erde rasch verdickt, beruht ohne Frage hauptsächlich auf dem fördernden Einfluss

der Dunkelheit. Wie wir in unserer ersten Arbeit gezeigt haben, hemmt das Licht das Wachsthum der Knolle, Dunkelheit fördert es. Was aber für das Gewebe der echten Knolle gilt, wird auch zutreffen, wenn das Knollengewebe am Laubstengel auftritt.

Zum Schlusse haben wir noch den Inhalt der verschiedenen abnormalen Gewebe zu besprechen.

Was die knolligen Wurzeln betrifft, so besteht der Inhalt des zartwandigen Gewebes jedenfalls der Hauptsache nach aus Inulin. Präparate von Stücken solchen Gewebes, die längere Zeit in absolutem Alkohol gelegen hatten, wiesen die bekannten Sphärokrystalle auf, so dass jeder Zweifel ausgeschlossen war. — Inulin wurde ferner in dem basalen Stammwulste nachgewiesen; es fanden sich die Krystalle in den Gefässen und in dem parenchymatischen Gewebe in deren Nähe. Im Ganzen aber entsprach die hier wahrgenommene Menge dieses Kohlenhydrates nicht der Quantität, die man im Hinblick auf den Gehalt der normalen Knollen glaubte erwarten zu können; auch war es in den Rindenwucherungen gar nicht vorhanden. Verschieden verhielten sich die höheren Stamm-Regionen. In dem inneren, strahligen Parenchym der Stämme unserer ersten Versuchsreihen war Inulin nachweisbar, soweit das Gewebe reichte; Stücke aus den grossen Objecten unseres letzten Versuches liessen auch nach langem Liegen im Alkohol an den entsprechenden Orten keine Sphärokrystalle erkennen. Dies war um so überraschender, da die inneren, dünnwandigen Elemente sowohl, als die der Rinde, wenn in frischem Zustande untersucht, einen sehr reichen Inhalt aufwiesen, eine Thatsache, welche die hinsichtlich der Stoffablagerung in diesen Pflanzen im Voraus gezogenen Schlüsse durchaus bestätigte. In der Vermuthung, dass das Kohlenhydrat vielleicht in der Gestalt von Glukose aufgespeichert sein könnte, wurde zunächst nach dieser gesucht, allein die Behandlung mit Fehling'scher Lösung lieferte kein bestätigendes Ergebniss. Als dagegen das Extract aus solchen Gewebestücken zunächt mit Schwefelsäure gekocht und dann mit Fehling'scher Lösung behandelt wurde, entstand alsbald ein reicher, ziegelrother Niederschlag. Daraus lässt sich als sehr wahrscheinlich schliessen, dass in den fraglichen Geweben ein inulinartiger Körper vorhanden ist, der durch Erhitzen mit Schwefelsäure in Lävulose übergeführt wird, die nun die reducirende Wirkung ausübt. Vielleicht stellt der fragliche Körper eine der von

Tanret[1]) unterschiedenen, dem Inulin nahe verwandten Verbindungen dar.

Näher auf den Stoffwechsel und die Stoffablagerung in unseren, mit hypertrophischen Organen versehenen, Pflanzen einzugehen, lag nicht im Plane dieser Arbeit.

Die im Vorstehenden besprochenen Thatsachen lehren, dass wir durch Herbeiführung besonderer Lebensbedingungen im Stande sind, den Haushalt unseres *Helianthus* so zu verändern, dass er die physiologische Aufgabe der Stengelknolle theilweise auf die Wurzel überträgt und sie zur Knolle gestaltet. Die Wurzel selbst erfährt dabei eine Metamorphose, indem sie das der normalen Knolle eigene Speichergewebe erzeugt. Doch sind diese Wurzelknollen nicht im Stande, Adventiv-Knospen hervorzubringen. Die in mehreren Jahren stets wieder vorgenommenen Versuche hatten immer denselben Misserfolg. Doch wäre es möglich, dass, wenn man mit Hunderten von Knollen experimentirte, sich einzelne fänden, die Knospen erzeugten. Die Berechtigung zu dieser Annahme folgt aus dem Verhalten der an der Basis abgeschnittener Blätter entstandenen Knollen, die auch gewöhnlich keine Knospen bilden, es ausnahmsweise aber zu thun vermögen. Das Nähere darüber in einem späteren Abschnitte.

Vergleicht man die Erzeugung der Wurzelknollen an den *Helianthus*-Stämmen mit der an den Blättern der *Boussingaultia* stattfindenden, so erhält man den bestimmten Eindruck, dass der Vorgang im ersten Falle mit grösseren inneren Schwierigkeiten verbunden sei, als im zweiten. Das Blatt der *Boussingaultia* erfährt, von seinem starken Wachsthume abgesehen, keinerlei innere Veränderungen; die ganze von ihm erzeugte plastische Substanz strömt der Wurzel zu. In den *Helianthus*-Pflanzen vermögen die Wurzeln offenbar nur einen Theil der Assimilate aufzuspeichern, den anderen nimmt der Stamm auf. Daraus, dass an einzelnen Versuchs-Objecten bloss der Stengel sich in abnormaler Weise veränderte, nicht aber die Wurzeln, lässt sich schliessen, dass diese Organe der Erzeugung des Speichergewebes in höherem Maasse

1) Tanret, Sur les hydrates de carbone du Topinambour. Comptes rendus, T. 116, 1893, p. 514; ibid. T. 117, 1893, p. 50. — Vergl. auch die kürzlich erschienene Arbeit von H. Fischer: über Inulin. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Herausgeg. von F. Cohn. VIII, 1. Heft, Breslau 1898, p. 53 ff.

widerstehen, als der Stamm — ein Verhältniss, das wohl verständlich ist, wenn man erwägt, dass der Laubstengel der Knolle morphotisch näher steht, als die Wurzel.

Das Verhalten des Stengels endlich erinnert an die ähnlichen Vorgänge im Stengel der *Boussingaultia*, wenn man diese verhindert, in der Erde Knollen zu bilden. In beiden Fällen wird ein der normalen Laubachse fremdes Speichergewebe hervorgebracht. Jene Basellacee aber unterscheidet sich dadurch von dem *Helianthus*, dass sie eigentliche Internodial-Knollen erzeugt, was dieser nicht thut. Aus diesem Grunde wurden die an ihm beobachteten Erscheinungen nicht in dem betreffenden Abschnitte aufgeführt. Vielleicht gelingt es unter besonderen Bedingungen, auch an seinem Stengel scharf umgrenzte, knollenartige Bildungen hervorzurufen, eine Aufgabe, der wir uns bisher nicht zugewandt haben, da die typischen Vorgänge am Stengel der *Boussingaultia* für unsere Darstellung genügten.

Ersatz der Stengelknolle durch das Blatt.

Versuche mit *Oxalis crassicaulis*.

Manche Rhizome und Knollen bestehen, wie bekannt, aus der verdickten Achse und den angeschwollenen Blatt-Basen, und es ist daher insofern das Blatt an der Bildung jener Organe betheiligt. Dagegen nehmen, soweit unsere Kenntniss reicht, andere Theile des Blattes, der Stiel oder die Fläche, niemals die Eigenschaften der Knolle an. Wohl kommen als Adventiv-Knospen entstehende Knollen auf Blättern vor, so bei *Pinellia tuberifera* am Stiele, so bei *Amorphophallus bulbifer* auf der Fläche an den Ansatzstellen der Abschnitte[1]). Allein die Blätter für sich, und vor Allem die Blattstiele, bilden unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Knollen. Auch scheint, trotz der ausserordentlichen Vielgestaltigkeit der Pflanzentheile, die Natur der Knolle so sehr von der des Laubblattes abzuweichen, dass man die Ersetzung des einen Gebildes durch das andere nicht leicht für möglich halten wird. Schon an einem früheren Orte wurde aber erwähnt, dass dies dennoch ausführbar ist. Wir wenden uns nunmehr zur näheren Untersuchung dieses Gegenstandes.

---

1) A. Engler, Araceae. Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien, II, 3. Abth., p. 103. Leipzig 1889.

Wie wir beschrieben haben, entstehen an den oberirdischen, mit Reserve-Stoffen gefüllten Ausläufern der *Oxalis crassicaulis*, wenn sie ihres Scheitels und sämmtlicher Achselsprossanlagen beraubt werden, bald nur die Internodial-Knollen, bald daneben auch Blattknollen, bald lediglich die letzteren. Die Entstehung dieser merkwürdigen Gebilde hängt von verschiedenen Bedingungen, vor Allem davon ab, ob der Stolo Blätter von einem bestimmten Entwickelungszustande hat oder nicht. Unter Verweisung auf das, was über die verschiedenen Blattformen an solchen Ausläufern gesagt wurde, heben wir hervor, dass zur Herstellung der Knolle diejenige Entwickelungshöhe am geeignetsten ist, in welcher die Schuppe an ihrem Scheitel auf noch sehr kleinem, einwärts gebogenem Stiele drei winzige Flächen trägt, Stiel und Flächen erst so gross, dass man sie nur bei näherer Betrachtung gewahrt. Ist die Ausbildung weiter vorgeschritten, hat der Stiel sich schon gestreckt und eine Länge von 2—3 mm erreicht, dann kommt, soweit unsere Erfahrung reicht, niemals mehr eine Knolle zu Stande. — Doch geschieht dies manchmal auch dann nicht, wenn Blätter des genannten Alterszustandes vorhanden sind. Ueberhaupt bilden die Blattknollen eine verhältnissmässig seltene Erscheinung. In den fünf Jahren, seit wir sie jeden Herbst beobachten, fanden sich in den Kulturen, die je 12—20 Ausläufer umfassten, nie mehr als 8, gewöhnlich weniger. Woran es liegt, dass sie nicht häufiger auftreten, selbst wenn die erforderlichen Blattgebilde vorhanden sind, vermögen wir nicht zu sagen. Höchst wahrscheinlich ist ihr Entstehen an die Ueberwindung einer ganzen Summe innerer Widerstände geknüpft, die nur dann gelingt, wenn alle günstigen Umstände zusammentreffen. Das Fehlen nur eines solchen wird für das Unterbleiben des Gestaltungsvorganges entscheidend sein.

Die Form der Blattknollen erhellt aus den Abbildungen, die sie theils in natürlicher Grösse (Fig. 7, 8, 2 u. 3, Taf. III), theils in 2facher (Fig. 13, Taf. III), theils in 3facher Vergrösserung (Fig. 21 u. 40, Taf. III) darstellen. Wie man sieht, ist der Stiel zu einem ungefähr tonnenförmigen Körper geworden, dessen grösste Länge in unseren Versuchen bis 7 mm bei einer Breite, senkrecht zur Median-Ebene gemessen, von 5 mm betrug. An ihrem Scheitel zeigt die Knolle drei winzige Zipfel, die unentwickelten Fiederblätter. Selten kommt es vor, dass diese ebenfalls anschwellen und nun als etwas grössere Gebilde die Knolle krönen (Fig. 21 u. 40). Der basale Theil des Stieles ist bald nur sehr wenig über seinen normalen

Umfang verdickt, bald mehr, ja gelegentlich selbst beträchtlich angeschwollen. Wie die mikroskopische Untersuchung ergiebt, ist das Blatt hier zu einem Reserve-Stoffbehälter geworden, der vicarirend für die Stengelknolle eintritt. Zum besseren Verständnisse der hierbei stattfindenden Metamorphose ist zunächst in Beziehung auf die äussere Form an Folgendes zu erinnern. Das normale Blatt besteht aus einem basalen, mit den häutigen Nebenblättern besetzten, Theile, einem sich daran schliessenden kurzen Gelenke, dem langen, schlanken Stiele und den drei Fiederblättchen an dessen Scheitel.

Der tonnenförmige Körper unserer Knolle nun ist hervorgegangen aus der Anlage des langen, schlanken Stieltheiles; darin besteht das Wesentliche der Metamorphose. Um in diese tieferen Einblick zu gewinnen, bedarf es wieder der vergleichenden histologischen Untersuchung.

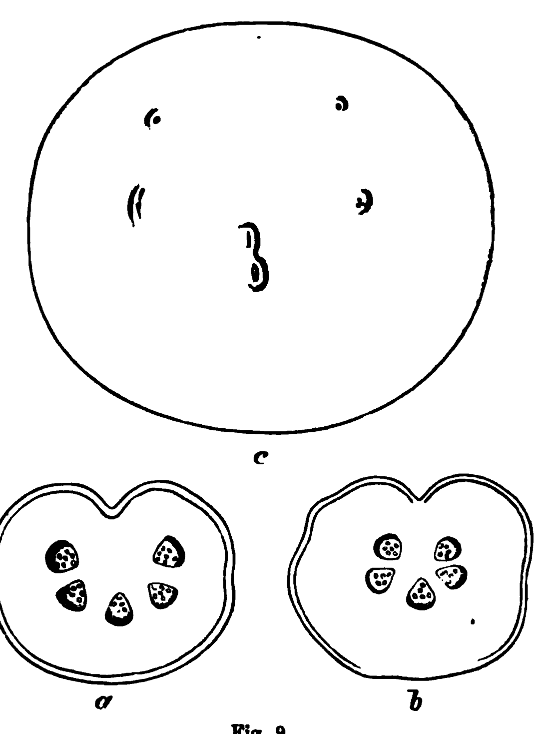


Fig. 9.

Werfen wir zunächst einen Blick auf den Bau des normalen Stieles. Ein Querschnitt durch dessen mittlere Region zeigt den in unserer Fig. 9*a* angegebenen Umriss, der ungefähr einer 15fachen Vergrösserung entspricht. In der ganzen Gestalt, in der Furche auf der Oberseite und in der Anordnung der Leitbündel, spricht sich der dorsoventrale Charakter des Gebildes deutlich aus. Auf die Epidermis, an deren Elementen nicht bloss die Aussen-, sondern auch die tangentialen Innenwände kräftig gebaut sind, folgt eine Schicht von Assimilations-Gewebe, das im Bereiche der oberen Blatthälfte etwas stärker ausgebildet ist, als in dem der unteren; die innere Grenze dieser Schicht wird in der Figur an-

nähernd durch die dem Umrisse parallel laufende Linie bezeichnet. In der oberen Hälfte umfasst sie 2—3, in der unteren 1—2 Lagen rundlicher, reich mit Chlorophyll-Körpern versehener und von Intercellularen umgebener Zellen (Fig. 7, Taf. I). Diese Schicht ist örtlich unterbrochen durch Collenchym-Stränge von der in Fig. 12, Taf. I angegebenen Ausbildung. Solche Bündel finden sich auf der Oberseite unter der Furche, an den Flanken unter kleinen Vertiefungen und besonders in der mittleren Region der Unterseite. Strenge Constanz hinsichtlich ihrer Orte konnte jedoch in der mittleren Region des Stieles nicht nachgewiesen werden. Im oberen Ende, besonders in der Nähe der Ansatzstellen der Fiedern, werden sie auf der Unterseite breiter und nehmen hier endlich einen beträchtlichen Theil des Umfanges ein. Man vergleiche Fig. 9*b*, wo die Unterbrechung der zweiten Linie die Breite des Collenchyms andeutet. — An die genannten beiden Gewebe schliesst sich nun das die Hauptmasse des Stieles bildende, grosszellige Parenchym, in das fünf Gefässbündel mit halbmondförmiger Anordnung eingelagert sind. Die aussen an die Bündel grenzende Parenchym-Zellenlage stellt eine Stärkescheide dar, die sich durch die Parenchym-Strahlen zwischen den Bündeln, auch auf der Oberseite des Stieles, fortsetzt. Das grosszellige Parenchym hat in den verschiedenen Regionen etwas verschiedenen Bau. Die äusseren Elemente sind derbwandiger und in den Ecken von collenchymatischer Ausbildung, die inneren dünnwandiger. Der Inhalt aller dieser grossen Zellen ist wasserhell; sie stellen ein echtes Wassergewebe dar, dessen äussere Elemente zugleich mechanische Aufgaben erfüllen. Dass es sich in der That um ein Wassergewebe handelt, geht aus dem langsamen Welken abgeschnittener Blätter deutlich hervor. Es bildet übrigens nur einen Theil des sehr entwickelten und zusammenhängenden Wassergewebe-Systems, das unserer Pflanze eigen ist, und das wir später näher betrachten werden. — Wie unter sie eingestreut gewahrt man zwischen den grossen Wasserzellen kleine, Chlorophyll führende Elemente, die auf dem Querschnitte zwar nicht selten einzeln liegen, wahrscheinlich aber ein mit der Stärkescheide zusammenhängendes System bilden.

Was den Bau des Gefässbündels betrifft, so darf unter Hinweis auf unsere Abbildung (Fig. 19, Taf. I) auf eine genaue Besprechung verzichtet werden. Hervorgehoben sei nur, dass kein innerer Weichbasttheil vorhanden ist, und dass der Strang nach aussen durch eine Schicht von Elementen abgeschlossen wird, deren

Wände verdickt, aber nicht verholzt, sondern von collenchymatischer Beschaffenheit sind. Die Verdickung der Wände im älteren Bündel kommt ungefähr der in der Figur angegebenen gleich, erreicht aber nicht immer diese Stärke. Der Bau und der Ort dieser Zellen lassen mit Bestimmtheit schliessen, dass ihnen mechanische Bedeutung zukommt.

So viel über den Bau des langen Stieltheiles. Wenige Bemerkungen über die Zusammensetzung der nach unten folgenden Theile werden genügen. Das Gelenk weist die charakteristische Structur auf, die den Gelenken überhaupt eigen ist. Es hat fast runden Umriss und besteht aus einem zartwandigen Schwellgewebe, dessen Elemente, besonders reichlich die inneren, mit Chlorophyll-Körpern versehen sind. Die fünf Gefässbündel treten zu einer centralen Gruppe zusammen, in der immer die zwei seitlichen verschmelzen. Beim Uebergange in den basalen, breiten, mit den häutigen Nebenblättern verwachsenen Theil weichen die drei Bündel wieder auseinander, wobei die seitlichen ungetheilt bleiben. Der Bau des Parenchyms entspricht hier dem des langen Stieltheiles. Der Hauptmasse nach besteht es aus grossen Wasserzellen, zwischen denen sich kleinere, Chlorophyll führende Elemente bald einzeln, bald in kleinen Gruppen finden. Unter der Epidermis beobachtet man wieder kleine, rundliche Assimilations-Zellen in einer dünnen, vielfach von Elementen mit collenchymatischer Wandverdickung unterbrochenen Schicht.

Verfolgen wir nun, was aus der Stielanlage wird, wenn sie sich zur Knolle gestaltet. Die Grösse des Querschnittes zeigt Fig. 9 *c*, nach einer Knolle gezeichnet, die einen grossen Querdurchmesser von 4 mm hatte; andere waren, wie früher erwähnt, um $^1/_5$ bis $^1/_4$ umfangreicher. Man vergleiche damit Figur a, den Durchschnitt des normalen Stieles. Am Umriss fällt zunächst die grosse Gleichförmigkeit, das Fehlen der Furche auf der Oberseite auf. Ein Blick durch das Mikroskop auf den Querschnitt überzeugt, dass das Organ sich zu einem vollkommenen Reserve-Stoffbehälter gestaltet hat. Die Gefässbündel treten an Grösse bedeutend zurück gegenüber der Parenchym-Masse, und, von der Epidermis und einzelnen Theilen der Bündel abgesehen, sind die sämmtlichen Elemente reichlich mit Reserve-Stoffen gefüllt. Im Einzelnen ergeben sich folgende Verhältnisse.

Die Zellen der Epidermis haben bei ungefähr gleichem radialen beträchtlich grösseren tangentialen Durchmesser, als die Elemente

des normalen Organes (Fig. 6 u. 7, Taf. I). Wie der Längenschnitt zeigt, sind sie dort ungefähr isodiametrisch, während sie hier langgestreckte Gestalt haben. Assimilations-Parenchym ist nur auf der Oberseite und auf den beiden Flanken, nicht auf der Unterseite vorhanden; seine Zellen sind grösser, besonders in tangentialer Richtung, und reichlich mit feinkörniger Stärke versehen. Das auf der Unterseite im normalen Stiele vorhandene Collenchym fehlt vollständig; die seinen Ort einnehmenden grossen Parenchymzellen führen feinkörnige Stärke, wie die Elemente der Assimilations-Schicht. Das nun folgende äussere und das zwischen den Bündeln gelegene Parenchym besteht aus grossen, theilweise ausserordentlich umfangreichen Elementen. Alle enthalten, und zwar meistens in dichter Menge, Reserve-Stoffe, vor allen Stärke. In den grossen Zellen sind die Körner durchschnittlich gross und häufig von auffallender, durchaus abnormaler Form, auf die wir in Kurzem zurückkommen werden; in den kleineren Elementen, besonders denen, die die Gefässbündel umgeben, findet sich feinkörnige Stärke. Aus der Vergleichung des normalen Stieles und der Knolle geht alsbald hervor, dass in dieser die Zahl der parenchymatischen Elemente nicht oder nur in sehr unerheblicher Weise zunimmt, dass ihr Wachsthum hauptsächlich auf Volum-Zunahme beruht. Dasselbe gilt aber nicht für die Gefässbündel; diese erfahren vielmehr höchst eigenthümliche secundäre Veränderungen.

Im normalen Stiele gestaltet sich die Bündelanlage zu einem collateralen Gebilde von der in Fig. 19, Taf. I dargestellten Form. Die Grösse dieser Stränge schwankt innerhalb enger Grenzen, nicht aber ihre Zusammensetzung. In der Knolle dagegen werden aus derselben Anlage sehr verschiedene Formen. Im einen Falle ist das Bündel hinsichtlich der Anordnung seiner beiden Haupttheile noch normal; der Gefässtheil ist nach innen, der Siebtheil nach aussen gewandt; sonst aber ist der Bau erheblich verschieden (Fig. 21, Taf. I). Von Gefässen sind nur die kleinen primären vorhanden, die secundären grossen fehlen gänzlich. Im Verhältniss zum Gefässtheile ist der Siebtheil auffallend gross. Ein Blick auf unsere Figur lehrt, dass er aus einer grösseren und zwei kleinen Gruppen von Siebröhren und verwandten Formen besteht, und dass eine vierte eben angelegt wird. Von den dickwandigen Elementen, die das normale Bündel nach aussen abschliessen, ist hier kaum eine Spur vorhanden. Nur einige Zellen mit schwach verdickten Wandstellen lassen sich vielleicht als Andeutung jenes Gewebes

auffassen. Die zahlreichen jungen Wände in und an dem Bündel deuten unzweifelhaft darauf hin, dass es noch an fast allen Orten im Wachsthum begriffen ist.

Beträchtlich weiter, als in dem eben beschriebenen, gehen die Abweichungen von der normalen Entwickelung in anderen Bündeln. Ein erstes Beispiel liefert der in Fig. 20, Taf. I, freilich nur theilweise, abgebildete Strang. Hier hat sich in dem mit zwei primären Elementen versehenen Gefässtheile, *gg*, durch nachträgliche Theilung ein Siebtheil gebildet, so dass jener wie gespalten erscheint. Der zu dem Gefässtheile gehörende primäre Siebtheile war durch Vergrösserung und Vermehrung einzelner Zellen so weit von jenem entfernt worden, dass er ein selbstständiges Bündel zu bilden schien. Er lag in der durch *s* angegebenen Richtung und wurde nur deshalb nicht mitgezeichnet, weil die Figur einen zu grossen Umfang erlangt haben würde. Sein Bau entsprach dem des zuerst besprochenen Stranges, doch war von mechanischen Zellen keine Andeutung vorhanden.

Auffallendere Form noch hat der in Fig. 55, Taf. II dargestellte Strang; er ist durch secundäre Entwickelung bicollateral geworden. Der primäre Siebtheil liegt bei *s*, der primäre Gefässtheil bei *g*. Zwischen beiden hat lebhaftes Wachsthum durch Theilung stattgefunden, wodurch der Weichbasttheil, und zwar in diesem Falle in radialer Richtung, bedeutend vergrössert ist. An den Abstufungen in der Stärke der Wände, sowie an deren Orientirung lassen sich die Mutterzellen verschiedener Ordnung und ihre Theilungsfolge meist unschwer erkennen. Auf der Innenseite der Gefässgruppe findet sich ein zweiter, beträchtlich entwickelter Weichbasttheil, dessen secundäre Entstehung aus der Gruppirung seiner Elemente ebenfalls zu erkennen ist. Hier hat sich also die morphotische Natur des Bündels völlig verändert; aus dem der Anlage nach collateralen Strange ist ein bicollateraler geworden.

Aehnliche Anomalien, wie die beschriebenen, wurden wiederholt wahrgenommen, daneben noch andere, auf deren Besprechung wir aber glauben nicht eingehen zu brauchen.

Aus der Untersuchung geht hervor, dass in den Bündeln der Knollen der Siebtheil gegenüber dem Gefässtheil ausserordentlich stark entwickelt wird. Das Zurückbleiben des letzteren ist aus ökonomischen Gründen wohl verständlich. Man bedenke, dass die Knolle in dem dampfgesättigten Raume sicher nur wenig Wasser nach aussen abgiebt, und dass die zu ihrem Wachsthum verbrauchte

Menge auch nur gering ist. Die kräftige Ausbildung des Weichbastes hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass in den Siebröhren und verwandten Elementen die Eiweissstoffe nicht nur geleitet, sondern auch abgelagert werden.

Wie früher angegeben, trocknen die drei Blättchen am Ende des Stieles bald ein, bald bleiben sie frisch. In diesem Falle nehmen sie an Umfang nur wenig zu, der Querdurchmesser der Fläche wächst etwas, diese bleibt aber gefaltet. Auch ihre parenchymatischen Elemente sind zuletzt dicht mit feinkörniger Stärke gefüllt und dienen somit als Reserve-Stoffbehälter, entgegen ihrer Natur und Aufgabe unter normalen Verhältnissen.

Werfen wir nunmehr einen vergleichenden Blick auf die Stärkekörner, die besonderes Interesse in Anspruch nehmen.

Zunächst sei an die schon untersuchten Formen erinnert. In der normalen Knolle haben die Körner die in den Figuren 1—10, Tafel II wiedergegebene Form und Grösse; das Korn Fig. 4 wird ungefähr der mittleren Grösse entsprechen; Körner, wie die in Fig. 1 u. 5 abgebildeten, gehören zu den umfangreichsten. Die eiförmigen, regelmässigen Gestalten überwiegen bei weitem; daneben kommen abweichende Formen, auch solche mit kleinen Buckeln, vor, doch sind diese nicht häufig. Am Orte des Kernes beobachtet man nicht selten feine Risse.

Etwas abweichend sind die Körner gebaut, die man in den mit Stärke gefüllten oberirdischen Ausläufern beobachtet, wie sie an unseren abnormal behandelten Objecten im Spätherbste auftreten. Sie sind beträchtlich kleiner, ihre Gestalt ist mehr rundlich, als die der vorigen. Gewöhnlich finden sich am Orte des Kernes Risse (Fig. 31, 32 u. 33, Taf. II).

Anders gestaltet als die Körner des dünnen Ausläufertheiles sind die der knolligen Anschwellung am Scheitel. Ihre mittlere Grösse entspricht etwa der, welche den Körnern normaler Knollen eigen ist. Dasselbe gilt auch von der Gestalt, mit der Abweichung jedoch, dass hier häufiger unter den grossen Körnern Anomalien in der Form vorkommen. Unregelmässige, buckelige Gestalten, besonders solche mit kleinen Fortsätzen, gewahrt man unter ihnen öfters (Fig. 18—22, Taf. II). Wie früher angegeben, wurde das Verhältniss zwischen normalen und abnormalen Körnern nicht durch Zählung festgestellt. Es handelt sich bei unserer Angabe also nur um einen, allerdings sehr bestimmten, Eindruck.

Aehnliche Verhältnisse finden sich, wie schon hier bemerkt werden mag, in den Knollen, die sich an den beleuchteten oberirdischen Ausläufern bilden. Die einem kleinen derartigen Organe entnommenen Körner wiesen nicht selten Formen auf, wie sie in unseren Figuren 23, 26 u. 34, Taf. II dargestellt sind. Häufig kamen geringere Abweichungen vor, besonders die in den Figuren 24 u. 25 angedeuteten.

Das Aeusserste von abnormaler Gestaltung der Körner beobachtet man aber in den Blattknollen. Ein Blick auf den Querschnitt des Gebildes lässt alsbald verschiedene Formen und Grössen erkennen. Die kleinsten finden sich in der Zellenschicht unter der Epidermis; ihre Form ist kugelig oder ellipsoidisch, oft läuft sie in kleine Spitzen aus (Fig. 35, Taf. II). Etwas grösser werden die Körner in der zweiten Zellenlage (Fig. 36, Taf. II); auch beobachtet man schon hier häufig noch grössere Gestalten (Fig. 37, Taf. II), wie sie besonders der dritten Lage eigen sind. Die eben beschriebenen kleinen Körnerformen kommen ferner in den meisten parenchymatischen Elementen vor, die in unmittelbarer Nachbarschaft der Gefässbündel gelegen sind. Anders die grossen Parenchym-Zellen, aus denen die Hauptmasse der Knollen besteht. Neben Körnern von regelmässiger Gestalt und von der Grösse der normalen Knollenkörner finden sich hier häufig durchaus abnormale Gestalten, die dazu oft noch eine ausserordentliche Grösse haben. Wenig abweichend nur sind die mehr oder weniger gebogenen Körner gebaut, die wir auch in der normalen Knolle hier und da beobachten (Fig. 6 u. 7, Taf. II). Solche Gestalten kommen hier häufig vor und füllen oft ganze Zellen an.

Mehr verschieden von den normalen sind schon Formen, wie die in Fig. 41, 42 u. 43, Taf. II wiedergegebenen; höchst seltsam endlich die in den Figuren 38, 44, 45, 46, 48 u. 49, Taf. II abgebildeten Gestalten. Alle zeigen eigenthümliche, bald kurze buckelförmige, bald längere, bald sehr lange gerade oder hakenförmig gebogene Fortsätze an einem gänzlich abnormal gestalteten Körper. Zuweilen stellt dieser eine unregelmässig klumpige Gestalt dar (Fig. 44). Der Grösse nach übertreffen diese Körner die normalen mehr oder minder, oft sehr beträchtlich, wie unsere bei derselben Vergrösserung hergestellten Figuren lehren. Besonders die klumpig-massigen Gestalten erreichen bedeutenden Umfang und können ganze Zellen ausfüllen. Zu den Figuren haben wir zu bemerken, dass sie nur eine annähernde Vorstellung von der Gestalt

dieser Körner geben, da die Zeichnung sehr schwierig ist. Die Schichten-Complexe sind theilweise so verwickelt, dass auf deren Darstellung verzichtet wurde. In den die massigen Körper wiedergebenden Figuren entsprechen die aufeinander folgenden Umrisse den Einstellungen des Mikroskops von oben nach unten.

Stärkekörner von so eigenthümlicher Gestalt, wie die zuletzt beschriebenen, sind, soweit uns bekannt, bisher nicht beobachtet worden. Weder in Nägeli's[1]) grossem Werke, noch in A. Meyer's[2]) Untersuchungen begegnet man Angaben über solche Formen oder deren Abbildungen. Den gebogenen und mit einfachen Fortsätzen versehenen Körnern sind die von dem zuletzt genannten Forscher[3]) bei *Dieffenbachia Seguina* Schott aufgefundenen Gestalten ähnlich; unsere ganz abnormalen Formen kommen aber weder bei dieser noch bei einer anderen Art vor.

Wie diese merkwürdigen Körner zu Stande kommen, welcher Art die Thätigkeit der Stärkebildner dabei ist, wurde nicht verfolgt.

Endlich ist noch zu erwähnen, dass die verschiedenen untersuchten Blattknöllchen sich nicht gleich verhielten. Die einen, besonders die sehr reichlich mit Stärke versehenen, führten die grossen, abnormal gebauten Körner in bedeutender Menge; andere, die weniger dicht gefüllt waren, wiesen jene Gestalten in geringerer Zahl auf. Vielleicht beruht dieser Unterschied darauf, dass die Bedingungen für das Zustandekommen der abnormalen Körner im geraden Verhältnisse zur Menge der zufliessenden Glukose stehen. Je stärker der Stoffandrang, um so günstiger die Bedingungen für die Bildung der abnormalen Gestalten; je schwächer der Strom, um so günstiger die Bedingungen für die Entstehung der normalen Körner.

Bei unserer eben mitgetheilten Untersuchung der verschiedenen Stärkekörner haben wir die in den Blättern und im Stengel unter gewöhnlichen und ungewöhnlichen Bedingungen auftretenden Formen, die meist klein und von rundlicher Gestalt sind, nicht berücksichtigt, da es nicht in unserer Absicht lag, eine besondere Stärkeuntersuchung auszuführen. Aus dem Angeführten geht jedoch hervor, dass die Summe der Anomalien unter den Stärkekörnern und der Grad ihrer Abweichung von der normalen Gestalt in annäherndem Verhältnisse zu der Abweichung ihres Organes von der

1) C. Nägeli und C. Cramer, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 2. Heft von Nägeli: Die Stärkekörner. Zürich 1858.

2) A. Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895.

3) a. a. O., p. 277 ff.

normalen Gestalt stehen. Je abnormaler das Organ, um so abnormaler die Stärke. Die apicale Anschwellung am Ausläufer weicht weniger von der gewöhnlichen Knolle ab, als die Blattknolle; dementsprechend sind die Körner der ersteren weniger von den normalen verschieden, als die der letzteren, und ähnlich ist das Verhältniss zwischen einer unter heller Beleuchtung entstandenen kleinen Stengelknolle und der Blattknolle. Diese Thatsachen sind sehr merkwürdig. Sie zeigen deutlich, dass die Anomalie des ganzen Organs sich in einem Bestandtheile der einzelnen Zelle gewissermassen abspiegelt. Höchst wahrscheinlich erfahren auch noch andere Theile analoge Veränderungen.

Zusammenfassung des ersten Abschnittes.

Es seien nunmehr die wichtigeren unter den bisher vorgeführten Thatsachen kurz zusammengefasst und im Anschlusse daran einige theoretische Erörterungen gegeben.

Die sämmtlichen Erfahrungen lassen sich in zwei Gruppen sondern.

In der ersten Gruppe übertrugen wir einem zwar schon ausgebildeten, aber noch wachsthumsfähigen Organ, das unter normalen Verhältnissen eine bestimmte Aufgabe im Haushalte der Pflanze erfüllt, und den dieser Aufgabe entsprechenden besonderen Bau hat, eine seiner Natur mehr oder weniger fremde Function. Wir fanden, dass die Organe sich der neuen Aufgabe anpassten und in Uebereinstimmung damit ihren inneren Bau veränderten. Die zum Versuche verwandten Organe dienen normal entweder ausschliesslich der Speicherung von Reserve-Stoffen und der damit verbundenen Arterhaltung, wie die Knollen der Kartoffel und der *Oxalis crassicaulis*, oder sie haben neben der Hauptaufgabe des Speicherns noch als Neben-Function die der Wasserleitung zu erfüllen, so die Knollen der *Dahlia*. Unter den neuen Bedingungen traten zwei Forderungen an die Organe heran; erstens die der Leitung von Nährstoffen aller Art, der rohen wie der plastischen; zweitens die der mechanischen Leistung: sie sollten verschiedenen Formen der Festigkeit, vor allem der Druckfestigkeit dienen.

Der ersten Aufgabe wurden die Organe dadurch gerecht, dass sie entweder, wie die *Dahlia*, die verschiedenen leitenden Elemente des Gefäss- und Siebtheiles bloss verstärkten, ohne neue Zellenformen zu bilden, oder dass sie zu den vorhandenen Elementen

neue Formen erzeugten, die in normalem Zustande nicht vorhanden sind; so die Knollen der Kartoffel und der *Oxalis*. Um die zweite Aufgabe zu erfüllen, bildeten die Organe mechanische Zellen, die den beiden zuletzt genannten Knollen unter gewöhnlichen Verhältnissen gänzlich fremd sind, und in denen der *Dahlia* nur an bestimmten Orten und in relativ geringer Masse entstehen.

Soweit es sich bloss um die mechanischen Zellen handelt, erinnern unsere Ergebnisse an die Untersuchungen Hegler's[1]) über die Bedeutung des Zuges für die Entstehung solcher Elemente. Von ihm wurde bekanntlich festgestellt, dass durch Zug, der in geeigneter Weise auf ein wachsendes oder noch bildungsfähiges Organ ausgeübt wird, die Bildung mechanischer Gewebe, wie Collenchym- und Bastzellen, hervorgerufen werden kann. Im einen Falle wird die Erzeugung der unter normalen Verhältnissen vorhandenen Gewebe zeitlich beschleunigt und der Masse nach verstärkt; im andern werden normal gar nicht vorhandene Elemente neu angelegt. Diese Thatsache wurde bei *Helleborus niger* beobachtet, in dessen Blattstiele unter normalen Verhältnissen keine Bastfasern auftreten, während sie als Wirkung des Zuges sowohl ausserhalb des Weichbastes, als auf der Innenseite des Xylems entstehen.

Mit den Erfahrungen Hegler's stimmen unsere Untersuchungen insofern überein, als durch eine mechanische Kraft, den Druck, die Bildung mechanischer Zellen in Organen verursacht wird, in denen sie unter gewöhnlichen Bedingungen nicht vorhanden sind. Aus unsern Versuchen geht aber ferner hervor, dass die, einen Bestandtheil des normalen Organes bildenden, mechanischen Elemente dann in ihm nicht angelegt werden, wenn seine Aufgabe im Haushalte des Körpers in der Weise verändert wird, dass jene Gewebe nicht nothwendig sind.

In zwei Fällen sind die Knollen von beschränkter Lebensdauer. Hier gelang es wenigstens in dem einen, bei *Oxalis*, die Dauer bis zur Altersgrenze derjenigen Organe zu verlängern, deren Function sie übernehmen, der Laubsprosse.

Damit kommen wir zur zweiten Gruppe. Sie unterscheidet sich von der ersten dadurch, dass dem ganzen Organismus oder

---

1) R. Hegler, Ueber den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. — Referat Pfeffer's in den Ber. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., math.-phys. Klasse, 1891, p. 638 ff.

einem entscheidenden Theile von ihm versagt wird, ein für den Haushalt nothwendiges und wichtiges Organ zu bilden. Die Folge davon ist, dass nunmehr ein Organ neu erzeugt wird, welches die Aufgabe des fehlenden Gliedes vicarirend übernimmt. In zweien der beobachteten Fälle ist das neue Gebilde dem fehlenden homolog; für die Stengelknolle tritt das Internodium des Laubsprosses ein bei *Boussingaultia*, das des Rhizoms bei *Oxalis*. In drei anderen Fällen dagegen hat das neue Organ andere morphotische Natur, als das, für welches es vicarirt: die Function der Stengelknolle wird übertragen auf die Wurzel bei *Boussingaultia* und *Helianthus*, auf das Blatt bei *Oxalis*. In allen Fällen nehmen die neuen Organe äusserlich und innerlich einen Bau an, der vom normalen beträchtlich abweicht und der nun zu erfüllenden Function entspricht. Die hierfür erzeugten Gewebeformen kommen unter gewöhnlichen Bedingungen in den Organen gar nicht vor. Da es sich bei der Ersetzung nur um Knollen handelt, so sind das wichtigste Element die Speicherzellen, die nun in mehr oder minder vollkommenem Verhältnisse zu den erzeugten Stoffen gebildet werden. Daneben erfahren auch die Gefässbündel in den Blattknollen der *Oxalis* beträchtliche, mit den Anforderungen übereinstimmende Veränderungen.

Fast alle Gewebebildungen, die in den beiden Gruppen vorkommen, stellen Hyperplasien oder Heteroplasien[1]) im Sinne Virchow's dar.

Sowohl in der Erzeugung der homologen als der heterologen Knollen bietet sich uns also die merkwürdige Erscheinung dar, dass der Körper, an der Bildung normaler Organe verhindert, sich neue schafft, wie sie in seinem natürlichen Lebenslaufe niemals vorkommen. Unter diesen abnormalen Gebilden ist sogar eines vorhanden, die Blattknolle der *Oxalis*, von einer Form, die überhaupt noch nicht beobachtet worden ist. Wir haben wenigstens trotz allen Suchens in der Literatur keine Angabe über ähnliche Blattknollen finden können.

Die sämmtlichen Thatsachen sind von einigem Interesse für die Lehre von der Metamorphose, theils deshalb, weil hier die Umwandlung heterologer Glieder stattfindet, theils darum, weil die Umwandlung sehr weit geht. Besonders ist noch auf die seltene

1) R. Virchow, Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie, 1. Bd., Erlangen 1854, p. 326 ff.

Erscheinung hinzuweisen, dass die Internodial-Knolle der *Boussingaultia* durch directe Umgestaltung eines schon ausgebildeten Internodiums entsteht, ein Vorgang, der sich in allen seinen Zuständen verfolgen lässt.

Die Pflanzen treten uns in unseren Versuchen als geradezu plastische Körper entgegen, allen voran *Boussingaultia baselloides*, die unter normalen Bedingungen nur Stengelknollen, unter abweichenden dagegen zwei neue Formen, Internodial- und Wurzelknollen, hervorbringt. Und zwar entstehen diese Organe, ohne dass sichtbare krankhafte Störungen im Körper vorausgingen; die Pflanzen gleichen vielmehr in gesundem Aussehen den normalen stets in allen Punkten. Und in ähnlicher Weise vielgestaltig ist *Oxalis crassicaulis*. Freilich verhalten sich nicht alle Arten gleich. Andere Knollengewächse, besonders die Kartoffelpflanze, erfahren bei jedem Eingriff in die normale Ablagerung der Assimilate pathologische Veränderungen, die sich rasch auch im äusseren Anblicke verrathen.

Jene Beispiele aber, in denen der Experimentator im Stande ist, eine typische Gewebeform, das Speichergewebe, mit allen seinen besonderen Eigenschaften an zwei abnormalen Orten neu entstehen zu lassen, zeigen deutlich den grossen Unterschied zwischen der Regenerations-Fähigkeit der höheren Pflanzen und der der höheren Wirbelthiere, besonders des Menschen. Nach der Angabe Ziegler's[1]) wird bei diesen ein entfernter Gewebekörper, wie ein Theil der Leber oder der Niere, niemals eigentlich regenerirt; immer handelt es sich nur um eine functionelle Vergrösserung der bleibenden Theile. Nur dann findet beim Menschen auf Eingriffe Regeneration von Geweben statt, wenn diese auch im normalen Lebenslaufe abgenutzt und ersetzt werden. Demgegenüber erscheint die Pflanze wie ein wahrer Proteus.

Die sämmtlichen gewonnenen Erfahrungen führen in lehrreicher Weise die innere Selbststeuerung des Organismus, die teleologische

---

1) E. Ziegler, Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der pathologischen Anatomie, 1. Bd., 8. Aufl., Jena 1895, p. 269 ff. — Vergl. ferner eine Angabe A. Weismann's in seiner Abhandlung: Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration, Jena 1899, p. 4. — Hierbei darf jedoch nicht unbemerkt bleiben, dass uns von competenter Seite Zweifel an der allgemeinen Gültigkeit der Ansicht Ziegler's geäussert worden sind.

Mechanik im Sinne Pflüger's[1]) vor Augen. Das teleologische Causal-Gesetz dieses Forschers, wonach die Ursache jedes Bedürfnisses eines lebendigen Wesens zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses ist, lässt sich auf die Vorgänge in den beiden Gruppen anwenden. In allen werden physiologische Bedürfnisse geschaffen, die nur von besonderen Organen befriedigt werden können, und denen hier in der That durch die Erzeugung von, den Functionen entsprechenden, aber morphotisch abnormalen Gebilden Genüge geschieht. Die näheren Verhältnisse in den beiden Gruppen jedoch sind von sehr verschiedener Natur.

Fasst man zunächst die Vorgänge der zweiten Gruppe in's Auge, so bietet sich für sie eine im Ganzen einfache Erklärung. In den assimilirenden Organen unserer Körper werden Nährstoffe erzeugt, die als Reserve-Material abgelagert werden sollen, wozu aber die normalen Behälter fehlen. Die Stoffe dringen nun in Organe ein, die eigentlich für andere physiologische Aufgaben bestimmt sind. Werden sie hier vorübergehend oder dauernd abgelagert, ohne dass die Elemente der Organe in Theilung übergehen, so liegt eine einfache nutritive oder Ernährungs-Hypertrophie vor, wie wir sie im Stamme der *Oxalis crassicaulis* beobachten. Verwickelter gestalten sich die Dinge in den anderen Fällen. Hier werden die aufgenommenen Stoffe zu einem Reize, der die Theilung der Zellen zur Folge hat und zur Bildung neuer Gewebe führt. Diese können die Natur der mütterlichen beibehalten, so in den knollenförmigen Anschwellungen der Rhizome unserer *Oxalis;* oder sie können wahre Neubildungen darstellen, Eigenschaften im Bau annehmen, die denen des mütterlichen Gebildes fremd sind, aber denen entsprechen, deren normale Entstehung unterdrückt wurde und welche somit ersetzt werden. Solchen merkwürdigen Erscheinungen begegnen wir in den Internodial- und Wurzelknollen der *Boussingaultia* u. s. w.

Um den Schwierigkeiten zu begegnen, die sich der Deutung dieser Neubildungen entgegenstellen, könnte man zu der Hypothese der specifischen organbildenden Substanzen greifen und annehmen, dass an die fraglichen Orte knollenbildende Substanz ströme und die Bildung der abnormen Gewebe veranlasse. Allein damit wäre

1) E. Pflüger, Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Archiv f. d. ges. Physiologie des Menschen und der Thiere, 25. Bd., Bonn 1877, p. 57 ff. — Vergl. ferner W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Bd. 2. Aufl., Leipzig 1897, p. 20 ff.

doch wenig gewonnen, denn es drängt sich alsbald die Frage auf: Was ist knollenbildende Substanz? Bei der *Boussingaultia*, die als Beispiel gewählt sein möge, ist die Knolle ein metamorpher Spross. Damit sie entstehen könne, sind drei innere Bedingungen erforderlich: eine Sprossanlage, deren Ort an der Basis des Sprosses, und die zum Wachsthume und zur Aufspeicherung erforderlichen Substanzen. Dazu treten die äusseren Bedingungen: Dunkelheit, Feuchtigkeit u. s. w., von denen wir hier jedoch absehen dürfen. Die Sprossanlage ist zunächst von unbestimmter Natur; je nach dem Orte, den man ihr an der Lebenseinheit giebt, kann sie zu einer Knolle oder einem Laubtriebe werden. Steht sie an der Basis des Sprosses und strömen ihr die Reserve-Stoffe zu, so wird sie zur Knolle. Die Substanz der Sprossanlage ist also etwas Besonderes, von der eigentlichen Knollen-Substanz Verschiedenes, und dasselbe gilt von allen Knospen der Knolle, deren Gestaltung zu Laub- oder Knollensprossen man wieder ganz in seiner Gewalt hat. Specifische Substanz ist ferner für die an der Knolle entstehenden Wurzeln erforderlich. Nun sind aber die Sprossanlage, die Wurzel und der eigentliche Knollenkörper selbst wieder sehr zusammengesetzte Gebilde und bestehen aus einer grossen Reihe histologischer Einheiten. Alle diese erfordern zu ihrer Entstehung besondere Substanzen. Uns wenigstens scheint es unmöglich, diese Annahme zu umgehen.

Machten wir sie aber, setzten wir voraus, dass wenigstens jeder Gewebeform eine specifische bildende Substanz entspreche, dann gälte dies auch für das Speichergewebe und man könnte sich nun vorstellen, dass diese besondere Substanz, wenn an der Ablagerung am normalen Orte verhindert, an andere Stätten ströme und hier ihren gewebebildenden Einfluss äussere. In dieser Weise vermöchte man sich die Entstehung des Speichergewebes in der Wurzel und im Stengel-Internodium zu deuten.

Aber, könnte man fragen, wäre es nicht viel einfacher, auf die Annahme solcher hypothetischen specifischen Substanzen ganz zu verzichten und sich vorzustellen, dass allein schon die Concentration der Nährstofflösung als Reiz zur Bildung des besonderen Gewebes diene? Wäre es nicht möglich, dass, sobald die Nährlösung einen gewissen Grad von Concentration überschritte, ein bestimmter Theilungs-Modus in den Zellen aufträte, der zur Entstehung des erforderlichen Gewebes führte? Wer sich die Ergebnisse der neueren Untersuchungen und theoretischen Vorstellungen

über Dissociation vergegenwärtigt, wird die Berechtigung der aufgeworfenen Frage nicht bestreiten.

Die eben für einen besonderen Fall, die Knollenbildung, angestellten Erwägungen sollten nur zeigen, wie wenig mit Schlagwörtern, wie knollenbildende, wurzelbildende Substanzen, zu erreichen ist. Auf die allgemeinen Bedenken[1]), die der Annahme der Sachs'schen Hypothese im Wege stehen, haben wir hier nicht einzugehen; einige weitere besondere Einwürfe findet man im zweiten Abschnitte dieser Arbeit.

Wie man sich die Sache aber auch vorstellen möge, Eines hat man immer im Auge zu behalten: die Entstehung jedes Organes ist an eine Summe verschiedener Bedingungen, innerer und äusserer, gebunden. Was wir vorhin für die Knolle andeuteten, gilt für jeden Bildungsvorgang. Das Vorhandensein von Nähr-Substanzen, mag es specifische organbildende geben oder nicht, entscheidet über die Entstehung eines Organes allein nicht; nur dann vermögen sie zu wirken, wenn alle übrigen Bedingungen zugleich erfüllt sind, sonst nicht.

Wir haben versucht, die Bildungsvorgänge in der zweiten Gruppe auf nutritive Reizung zurückzuführen, und erblicken hierin die sich als nächste und natürlichste darbietende Erklärung. So einleuchtend sie aber auch ist, und obwohl sie völlig zu genügen scheint, so halten wir doch für wahrscheinlich, dass ausser der Ernährung noch andere Bedingungen mitwirken. Diese sehen wir in den Symmetrie-Verhältnissen des Körpers. Das ganze Organ-System eines lebendigen Wesens befindet sich unter normalen Verhältnissen nicht nur in einem physiologischen, sondern auch in morphologischem Gleichgewichte; die Glieder des Körpers bilden ein Ganzes, dessen Theile sich aus morphotischen Gründen gegenseitig bedingen. Wird in dieses System eingegriffen, werden Theile entfernt, so sucht sie der Körper zu ergänzen, um die gestörte Ordnung im System wieder herzustellen. Die Richtigkeit dieser Ansicht ist deshalb schwer zu beweisen, weil die Entstehung und Ausbildung eines Organes und seine physiologische Leistung derartig verwoben sind, dass man den rein morphotischen Antheil des Vorganges nicht abtrennen und für

---

1) S. die eingehenden kritischen Aeusserungen von J. Reinke in den Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, Berlin 1898, p. 262 ff. — Vergl. ferner H. Driesch Die Localisation morphogenetischer Vorgänge. Archiv f. Entwickelungsmechanik der Organismen, VIII. Bd., Leipzig 1899, p. 64 u. 65.

sich untersuchen kann. Doch wurde, wie schon in unserer ersten Arbeit über Knollenbildung mitgetheilt, in einem Falle an der Kartoffelpflanze unter besonderen Bedingungen die Bildung kleiner Knollen beobachtet, die keine Spur von Stärke führten und sonach aus rein morphotischen Gründen entstanden waren. Hier gelang es, Organ und Function von einander zu trennen, ein freilich seltenes Vorkommen. Was in diesem Falle als Ausnahme auf künstlichem Wege herbeigeführt wurde, das vollzieht die Natur bei den reducirten Organen als normalen Vorgang. Staminodien und ähnliche Gebilde ohne Function entstehen, obwohl für sie kein physiologisches Bedürfniss vorhanden ist, aus morphotischen Gründen. Erwägt man diese Verhältnisse, so gelangt man ungezwungen zu der Ansicht, die wir eben aufgestellt haben.

Die hohe Bedeutung der nutritiven Reizung für physiologische und pathologische Vorgänge wurde zuerst, und zwar schon vor langer Zeit, klar erkannt und ausgesprochen von Virchow[1]). Wir können uns nicht versagen, eine seiner Aeusserungen über Hypertrophie hier wörtlich anzuführen[2]). „Ein Theil, der sich ernährt, kann sich dabei entweder beschränken auf die Erhaltung seiner Masse, oder er kann, wie wir besonders in pathologischen Fällen sehen, eine grössere oder geringere Masse von Material in sich aufnehmen, als im gewöhnlichen Laufe der Dinge geschehen wäre. In welcher Weise oder in welcher Masse aber auch die Aufnahme erfolgen mag, so bleibt doch die Zahl der histologischen Elemente vor oder nach einer bloss nutritiven Erregung sich gleich. Dadurch unterscheidet sich die einfache Hypertrophie von der Hyperplasie (numerischen oder adjunctiven Hypertrophie), mit welcher sie im äusseren Effect eine so grosse Aehnlichkeit hat. Solche einfache Hypertrophie beobachten wir an den Muskeln, den Nerven, den Epithelien, insbesondere den Drüsenzellen, den Zellen des Bindegewebes, am häufigsten des Fettgewebes. Eine Steigerung der natürlichen adäquaten Reize bedingt sehr leicht eine derartige Vergrösserung der Elemente. Ein Muskel, der gegen grössere Widerstände zu arbeiten hat, bekommt dickere Primitivbündel; das Epithel einer Niere, welche mehr Harnstoff abzusondern hat, ver-

1) R. Virchow, Reizung und Reizbarkeit. Archiv f. pathologische Anatomie u. Physiologie, Bd. XIV, Berlin 1858, p. 1 ff., bes. p. 13, 26 u. s. w. — Der Gegenstand ist ferner eingehend behandelt in der Cellularpathologie, 4. Aufl, p. 364 ff. und im Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie, p. 271 ff.

2) Cellularpathologie, p. 365.

grössert sich. Daher haben diese Hypertrophien häufig eine compensatorische Bedeutung. Das Herz wird hypertrophisch, wenn die arterielle Blutbahn kleiner wird. Die eine Niere wird hypertrophisch, wenn die andere schrumpft." Was den Zusammenhang der Ernährung mit der Atrophie, Metaplasie u. s. w. anlangt, so dürfen wir auf Virchow's Original-Arbeiten verweisen.

Den Einfluss darzustellen, den die Gedanken des berühmten Forschers auf die Pathologie ausgeübt haben, müssen wir Anderen überlassen. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass sie für die allgemeine Biologie verwerthet worden sind zunächst von Roux[1]), in dessen Lehre vom Kampf der Theile im Organismus die compensatorischen Vorgänge eine wichtige Rolle spielen, sodann von Herbst[2]) und zuletzt in eingehender Weise von O. Hertwig[3]). Dieser verwob sie in seine Theorie der Biogenesis, welche nach unserer Ueberzeugung von allen Entwickelungs-Theorien, die im Laufe der letzten Jahrzehnte aufgestellt worden sind, den Thatsachen am meisten gerecht wird; welche vor Allen den Vorzug aufweist, auch die Errungenschaften des oft als physiologische Morphologie oder als Entwickelungs-Mechanik bezeichneten Theiles der allgemeinen Physiologie zu umfassen.

So viel zur Deutung der Vorgänge in unserer zweiten Gruppe. Schwieriger gestalten sich die Dinge in der ersten. Zwar entsprechen auch sie dem Pflüger'schen Gesetze, aber ein Versuch zur directen Erklärung der Processe lässt sich hier noch nicht anstellen. Knüpfen wir unsere Erörterungen wieder an ein Beispiel, und vergegenwärtigen uns die Vorgänge bei der Einfügung der Knolle in das vegetative System der *Oxalis*. Legt man die Knolle in den Boden, so bringt sie selbst keine Wurzeln hervor, wohl aber am Scheitel einen oder mehrere Sprosse, an denen Wurzeln entstehen. Zur Bildung dieser Organe liefert sie die Baustoffe und stirbt dann ab. Setzen wir sie dagegen bis zu etwa halber Höhe aufrecht in feuchte Erde, so erzeugt sie in deren Bereiche Wurzeln und dann am Scheitel Sprosse, die zwar Wurzelanlagen besitzen, sie aber der hemmenden Wirkung des Lichtes halber nicht ausbilden können. An der Knolle ist nunmehr eine Vertheilung der

---

1) W. Roux, Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881.

2) C. Herbst, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung der Vorgänge in der thierischen Ontogenese. Biolog. Centralblatt, 15. Bd., Leipzig 1895, p. 721 ff.

3) O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe, 2. Buch, Jena 1898, p. 158 ff.

Glieder vorhanden, wie sie sonst dem Laubsprosse eigen ist. Diese Umgestaltung der Knolle zu einem abnormalen Gebilde versteht man wohl, soweit es sich um den Einfluss der äusseren Bedingungen handelt. Die Dunkelheit und Feuchtigkeit wirken als Reize zur Bildung der Wurzeln, auf die es ja, wie ohne Weiteres einleuchtet, hauptsächlich ankommt. Allein man erkennt alsbald, dass die Wurzelerzeugung eine Summe innerer Bedingungen voraussetzt, die wir nicht durchschauen. Die Hypertrophie eines Organes in Folge gesteigerter Ernährung erscheint daneben als ein einfacherer Vorgang. Und was für die Wurzelbildung, das gilt auch für alle folgenden Processe. Mit dem Wachsthume der Sprosse steigt der Wasserbedarf, der als Reiz für die Erzeugung neuer leitender Organe, der Gefässe und Tracheiden, wirkt und zugleich die weitere Ausbildung des Wurzel-Systems zur Folge hat. Und dasselbe gilt für die Eiweiss und Kohlenhydrate leitenden Elemente. Haben die Sprosse einigen Umfang erreicht, so genügt die Festigkeit der Knolle nicht mehr; die erhöhte Last selbst aber wird zum Reiz für die Erzeugung mechanischer Elemente, die dem Organe sonst fremd sind.

In solcher Weise verändert sich allmählich der Bau der Knolle in Harmonie mit den Leistungen, die sie zu erfüllen hat. Jede Ursache eines neuen Bedürfnisses ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses, vorausgesetzt, dass der Bau des Körpers die Befriedigung möglich macht. Welche Bedeutung diesem aber zukommt, das lehren wieder unsere Knollen auf's Deutlichste. Dieselben äusseren Reize, die aus den Knollen der *Oxalis* Wurzeln hervorlocken, wirken vergebens auf die Knolle der Kartoffel ein; dieselben Bedingungen, welche bei jener die Verlängerung der Lebensdauer verursachen, sind bei dieser fast einflusslos.

Unsere ganze bisher gegebene Darstellung drängt zu der Frage, ob aus den mitgetheilten Erfahrungen, die an ausgebildeten, aber noch wachsthumsfähigen Körpern gewonnen wurden, allgemeine Schlüsse auch für die normale Ontogenese zu ziehen seien. Wird die Arbeitstheilung in den Geweben der Vegetationspunkte in ähnlicher Weise durch das Bedürfniss geregelt, wie es in dem schon entwickelten Körper geschieht? Offenbar spricht Vieles für die Bejahung dieser Frage; doch mag unser Urtheil hierüber hinausgeschoben werden, da die Ergebnisse jüngst ausgeführter, hier noch nicht zu erörternder Versuche die Vorstellungen nicht ganz bestätigen, die der Verfasser sich bisher gebildet hatte.

Wir mögen diesen Abschnitt nicht schliessen, ohne, wenn auch nur mit einem Fingerzeige, darauf hinzuweisen, welche Bedeutung den hier geschilderten Vorgängen für die Descendenz-Lehre zukommt. Es ist klar, dass die Fähigkeit des Organismus, sich neuen physiologischen Bedingungen anzupassen, die durch den Versuch künstlich herbeigeführt wurden, sich auch dann bewähren wird, wenn im natürlichen Lebenslaufe verändernde Einflüsse auftreten. Vermag der Körper sich selbst solchen grossen Störungen anzuschmiegen, wie wir sie verursachten, so wird er sich um so leichter den meist geringen Veränderungen anfügen, die in der freien Natur entweder beständig oder in einzelnen Zeiträumen einwirken.

II.

Ueber den Einfluss innerer und äusserer Bedingungen auf die Knollenbildung.

A. Wurzelknollen.

In unserer ersten, 1897 veröffentlichten Arbeit behandelten wir ausschliesslich Stengelknollen. Obwohl anzunehmen war, dass sich die Wurzelknollen in wesentlichen Punkten, besonders in ihrem Verhalten gegenüber dem Einflusse des Lichtes, ähnlich verhalten, so bedurfte doch die Sache einer näheren Untersuchung. Wir würden es für genügend erachten, deren Ergebnisse ganz kurz und summarisch vorzuführen, wenn sich nicht ergeben hätte, dass man hier die Form der Knolle in ungewöhnlicher Weise beeinflussen kann. Aus diesem Grunde erachten wir die Mittheilung des Folgenden nicht für ungerechtfertigt.

Versuche mit dem Radies.

Zu unseren Versuchen dienten hauptsächlich die Knollen des Radies, *Raphanus sativus var. radicula.* Die Knollen der unter dem Namen „non plus ultra“ von den Züchtern gebotenen Rasse haben weisse oder rothe Farbe und erlangen im ausgewachsenen Zustande die in Fig. 2, Taf. V in halber natürlicher Grösse angegebene Form. Sie ragen bis zur Hälfte ihrer Höhe oder etwas weniger aus der Erde hervor. An starken Individuen wurde auch die in Fig. 4, Taf. V dargestellte Gestalt wahrgenommen, an der bloss

ein kleiner Theil in die Erde hinabragt. Stets ist die Knolle scharf abgesetzt von dem dünnen fadenförmigen Theile der Hauptwurzel.

Die Knolle wird der Hauptsache nach von dem hypokotylen Gliede hergestellt; nur ein kurzes Stück der Hauptwurzel nimmt an ihrer Bildung theil. Die Bezeichnung Wurzelknolle ist daher, streng genommen, nicht richtig. Das junge Gebilde führt unter den Kotyledonen zwei meist absterbende Gewebestreifen, die Hoffmann als verwachsene Kotyledonar-Scheiden betrachtet. Sie werden durch das Dickenwachsthum der jungen Achse gesprengt.

Je nach der Intensität der Beleuchtung, die auf das Keimpflänzchen einwirkt, erlangt das hypokotyle Glied eine grössere oder geringere Länge. Das in der Fig. 3, Taf. V in halber natürlicher Grösse abgebildete Object stellt ein solches dar, wie man sie gewöhnlich in den Topf-Kulturen erhält, und wie sie zu unseren Versuchen verwandt wurden. Die Uebergangsstelle vom hypokotylen Gliede zur Wurzel ist in der Regel deutlich ausgebildet. In der eben angegebenen wie in allen übrigen Figuren sind die zarten Wurzeln nur theilweise angedeutet.

Wie unsere Abbildungen zeigen, beginnt die Knollenbildung am unteren Ende des hypokotylen Gliedes, das sich im Dunkel der Erde befindet. Sie setzt sich von da aus nach oben fort und ergreift auch die beleuchteten Theile des Organes, so dass endlich der obere Theil der Knolle, wie schon erwähnt, über die Erde emporragt.

Sobald die Pflänzchen genügende Stärke erlangt hatten, etwa die in der Fig. 1 auf Taf. V angegebene, benutzte man sie zum Versuche. Der zuerst angestellte war sehr einfach. Die Objecte wurden dem Boden entnommen und nur so tief wieder eingepflanzt, dass das ganze hypokotyle Glied und ein $^1/_2$—1 $^1/_2$ cm langes Stück der Hauptwurzel über der Erde standen. Vor dem Umfallen wurden die Pflänzchen durch Befestigen an dünnen Stäbchen geschützt. Es versteht sich von selbst, dass sie in der nächsten Zeit nach der Operation vorsichtig behandelt werden mussten; sie waren in feuchter Atmosphäre zu halten und der Wirkung des directen Sonnenlichtes zu entziehen. Unter dieser Behandlung bewurzelten sie sich rasch von Neuem und konnten dann nach und nach an die normalen äusseren Bedingungen, besonders an volle Beleuchtung, gewöhnt werden.

Das Ergebniss der so angestellten Versuche war nicht gleichartig. In einzelnen Fällen verdickten sich ausschliesslich das hypokotyle Glied und der unmittelbar daran grenzende Theil der Hauptwurzel (Fig. 14, Taf. V). Solche Objecte unterschieden sich von den normalen nur dadurch, dass sie verlängert ellipsoidische Form annahmen, oder dass sie in ihrem unteren Theile stärker verdickt waren als im oberen, dass sie birnförmige Gestalt erlangten. In der Mehrzahl der Fälle dagegen nahm die Hauptwurzel auf längerer Strecke an der Verdickung theil, doch waren die hierbei erzeugten Formen sehr ungleich. Wir wollen die wichtigsten an der Hand der Abbildungen kurz beschreiben.

Die Figuren 5 und 8, Taf. V zeigen Knollen von wenig verdickter, aber sehr verlängerter Gestalt, besonders bei der letzteren ist die Wurzel an der Bildung des fleischigen Körpers stark betheiligt. Die in Fig. 7, Taf. V dargestellte Rübe besteht aus dem kräftig angeschwollenen hypokotylen Gliede und der etwas minder umfangreichen, nach unten sich allmählich verjüngenden Hauptwurzel. In Fig. 9, Taf. V ist ein Körper abgebildet, den das hypokotyle Glied und die Hauptwurzel in etwa gleichem Maasse hergestellt haben. Bei der in Fig. 6, Taf. V wiedergegebenen Rübe überwiegt der Antheil der Wurzel. In noch höherem Grade gilt dies von der in Fig. 10 u. 18, Taf. V dargestellten, und in dem in Fig. 11, Taf. V abgebildeten Körper endlich ist die Knolle fast völlig von der Wurzel erzeugt. Das hypokotyle Glied zeigt hier nur eine schwache Verdickung; der Ort der Knollenbildung ist somit gänzlich verschoben.

Als Ausnahme kommt es auch vor, dass der obere Theil des hypokotylen Gliedes unverdickt bleibt und die Knolle von dem unteren in Gemeinschaft mit der Wurzel hervorgebracht wird. Einen solchen Fall lehrt Fig. 10, Taf. V.

Die bisher beschriebenen Versuche bewiesen, dass die Gestaltung unserer Knolle nicht allein von inneren Bedingungen bewirkt wird, sondern dass dabei äussere Einflüsse eine bedeutsame Rolle spielen. Hieran aber knüpften sich verschiedene Fragen. Es war erstens festzustellen, welcher Natur die äusseren Ursachen sind, wobei von vornherein im Hinblick auf die Stengelknollen an das Licht gedacht werden musste. Sodann war noch ein anderer Punkt zu erledigen. Unter normalen Verhältnissen wird das ganze hypokotyle Glied zur Knollenbildung verwandt. Was wird geschehen, wenn man dem Organ vor der Anschwellung abnormale

Gestalt verleiht? Mit der Beantwortung dieser Frage wollen wir uns zunächst beschäftigen.

Schon unter den gewöhnlichen Kultur-Bedingungen erreicht das Hypokotyl, wie früher erwähnt, verschiedene Länge. Um ihm eine abnormale zu verschaffen, liess man die Keimpflänzchen etioliren. Die Samen keimen im Dunkeln sehr leicht, und es strecken sich dabei der hypokotyle Stengeltheil und die Stiele der Keimblätter stark in die Länge, während deren Fläche sich wenig entwickelt (Fig. 27, Taf. V). Hierbei zeigt sich eine merkwürdige Erscheinung. Schon unter normalen Bedingungen wird der Stiel des einen Keimblattes etwas länger als der des anderen. Bei der Keimung im Dunkeln aber bildet sich der Unterschied ungleich stärker aus; er kann soweit gehen, dass der eine Stiel mehr als die doppelte Länge des anderen erreicht (Fig. 27, Taf. V). Solche vergeilten Keimlinge lassen sich bei vorsichtiger Behandlung unschwer an die normalen Bedingungen gewöhnen; sie erstarken und bringen Laubblätter hervor, die im Stande sind, das Material für ein ergiebiges Wachsthum der Pflanze zu erzeugen. Doch ist das Verhalten der Objecte verschieden je nach dem Grade des Etiolirens.

Lässt man das Hypokotyl nur etwa die zwei- oder dreifache Länge derjenigen erreichen, die in unseren Figuren 1 u. 3, Taf. V in halber Grösse angegeben wurde, so bilden die Pflänzchen, wenn nun unter normale Bedingungen gebracht, zunächst Blatt-Rosetten und, nachdem diese einen gewissen Umfang erreicht haben, mehr oder minder grosse Knollen. In den Figuren 12, 15 u. 16 auf Taf. V ist eine Reihe solcher Objecte dargestellt. Die in Fig. 12 abgebildete Rübe ist von der normalen nur wenig verschieden; sie zeigt, dass die Pflanze das Bestreben hat, auch unter diesen ungewöhnlichen Bedingungen die Knolle im oberen, unmittelbar unter den Kotyledonen gelegenen, Theile des Hypokotyls zu bilden, dass nicht das ganze Glied zur Knolle werden muss. Im folgenden Falle, Fig. 16, Taf. V, lässt sich dieses Bestreben auch noch deutlich erkennen, allein hier hat nach und nach der untere, etwas verdunkelte Theil das Uebergewicht erlangt, so dass die eigenthümliche Gestalt entstanden ist. Fig. 15, Taf. V endlich giebt einen Fall, in dem das ganze Hypokotyl sich nach unten zunehmend verdickt.

Weitere Einzelheiten über die Knollenbildung solcher Objecte sollen nicht angeführt werden, wohl aber ist noch auf einen Punkt

hinzuweisen. Die Radies sind bekanntlich einjährige Pflanzen. Wenn die Knolle ausgewachsen ist, beginnt nach einiger Zeit die Achse sich zu strecken und den Blüthenstand zu bilden. An den eben beschriebenen, mässig etiolirten Objecten fällt nun das Bestreben auf, rascher zum Blühen zu eilen, als es bei den normalen Pflanzen geschieht. In ungleich höherem Grade entwickelt sich diese Neigung dann, wenn man die Keimpflanzen stärker etioliren, wenn man das Hypokotyl die in Fig. 27 auf Taf. V angegebene Länge oder selbst eine noch grössere erreichen lässt. Solche Objecte können, wenn unter normale Bedingungen gebracht, bald die Laubachse strecken und nach der Erzeugung einer Anzahl Laubblätter zum Blühen schreiten, ohne am Hypokotyl auch nur eine Spur von Knollenbildung zu zeigen, Fig. 28, Taf. V. Doch sind diese Fälle nicht häufig; gewöhnlich werden Knollen, wenn auch manchmal nur als Ansätze, erzeugt. Die Länge des Hypokotyls gestattet nun, Versuche anzustellen, die sich mit dem kurzen Organe nicht ausführen liessen.

Setzt man die hypokotylen Glieder ihrer ganzen Länge nach der vollen Beleuchtung aus, so beobachtet man dieselben Verschiedenheiten, die in der zuletzt erörterten Versuchsreihe auftraten. In einzelnen Fällen bilden sich dicht unter den Kotyledonen Knollen (Fig. 20, Taf. V), indessen der untere, an der Erdoberfläche gelegene Theil sich gar nicht oder nur wenig verdickt. Häufiger aber schwillt die untere, an und unter der Erdoberfläche befindliche Region am stärksten, die obere weniger an. Ein solches Object giebt Fig. 22, Taf. V wieder, an dem auch die Wurzel an der Knollenbildung theilgenommen hatte.

Nachdem diese Verhältnisse festgestellt worden, wurde zu den Versuchen geschritten, die, wie erwähnt, hauptsächlich entscheiden sollten, welche Bedeutung dem Lichte zukommt. Zu dem Zwecke wurde das Hypokotyl local, bald oben, bald in der Mitte, bald unten, mit Stanniol-Hüllen verdunkelt. Da die etiolirten Objecte sehr empfindlich sind, so stützte man jedes Pflänzchen mit drei dünnen Stäbchen, um welche die Hülle gelegt wurde. Diese liess sich nun oben und unten unschwer so fest anschmiegen, dass die Verdunkelung der Aufgabe völlig entsprach.

An den Objecten, die im oberen Theile des Hypokotyls verdunkelt waren, bildete sich die Knolle im Bereiche der Hülle so nahe unter den Kotyledonen, als jene es gestattete; unter der Erdoberfläche entstand entweder gar keine oder nur eine schwache

Anschwellung. Diejenigen Objecte, deren mittlere Region des Hypokotyls mit der Hülle umgeben war, brachten unter dieser die Knolle hervor, und zwar wieder in dem höchsten Theile; der über der Hülle, unmittelbar unter den Kotyledonen gelegene beleuchtete Theil verdickte sich dabei nicht, oder schwoll ebenfalls etwas an (Fig. 30, Taf. V), und in derselben Weise verhielt sich die an der Erdoberfläche befindliche Region. An einzelnen so behandelten Objecten waren drei Knollenansätze am Hypokotyl vorhanden, ein oberer, ein mittlerer und ein unterer (Fig. 29, Taf. V. Die Objecte waren auf der Strecke *a b* verdunkelt). Wichtig ist die Thatsache, dass die Knolle im Bereiche der verdunkelten Region stets am höchsten, den Kotyledonen zunächst gelegenen Theile entsteht. Besonders lehrreich waren die folgenden Fälle. Im ersten war das hypokotyle Glied in der Mitte auf kurzer Strecke von der verdunkelnden Hülle umgeben. Unter ihr bildete sich eine Knolle, die sie allmählich spannte und endlich zum Platzen brachte (Fig. 13, Taf. V). An der Erdoberfläche, bei *c*, war eine kleine Verdickung entstanden, keine aber unter den Kotyledonen. Am zweiten Object war das ganze Hypokotyl bis auf ein kurzes oberes Stück verdunkelt. Auch hier bildete sich die Knolle oben unter der Hülle und trat, nachdem sie eine gewisse Grösse erreicht hatte, mit ihrem oberen Theile nach und nach aus der Hülle hervor, in derselben Weise, in der unter normalen Bedingungen die Knolle allmählich aus der Erde emporwächst (Fig. 21, Taf. V).

Nachdem festgestellt worden, dass man den Ort der Knollenbildung verändern, dass man ihn mehr oder weniger weit in die Wurzel verlegen kann, war die weitere Frage zu beantworten, ob er sich ebenso wie nach unten auch nach oben verschieben, ob er sich in das Epikotyl oder in noch höher gelegene Theile des Stengels verlegen lasse.

Um hierüber Klarheit zu erlangen, wurden verschiedene Versuche angestellt. Der erste bestand darin, dass an Objecten, deren Stengel durch anfängliche Verdunkelung zu vorzeitiger Streckung veranlasst worden waren, der untere Theil der Achse mit Stanniol-Hüllen umgeben wurde. Allein in keinemFalle bildeten sich Knollen. Wohl kam es vor, dass der verdunkelte Sprosstheil sich etwas verdickte, doch geschah dies in gleichförmiger Weise, und ein Blick lehrte, dass es sich lediglich um ein Verhalten handelte,

wie man es bei vielen vergeilenden Stengeln, z. B. an der Kartoffel, beobachtet.

Im zweiten Versuche verfuhr man in der Weise, dass Pflanzen, nachdem sie die ersten Laubblätter gebildet hatten, so weit mit Erde bedeckt wurden, dass von den entfalteten Blättern nur die Flächen über die Erde emporragten. Die Objecte ertrugen diese Behandlung, ohne beschädigt zu werden. Wie erwartet, streckte sich die Achse, besonders ihr epikotyles Glied, bis der Scheitel die Erdoberfläche erreicht hatte; niemals aber bildete sie die Knolle, stets entstand diese in der hypokotylen Region, wie unter normalen Verhältnissen.

Einige Beachtung verdient die Form der Knollen dieser Pflanzen. Sie ist bald normal, bald aber mehr oder weniger abweichend. Da das Hypokotyl unter der durch die Bedeckung mit Erde hervorgerufenen Verdunkelung sich meistens etwas gestreckt hatte, und doch seiner ganzen Länge nach zur Knolle geworden war, so hatte diese verlängert ellipsoidische Gestalt erhalten (Fig. 17, Taf. V). Dazu kamen in einzelnen Fällen einseitige Anschwellungen, wie in Fig. 19, Formen, die sonst niemals wahrgenommen wurden. Wichtiger noch, als die äusseren, waren die inneren Eigenschaften dieser Knollen. Ihr Gewebe ging früh in einen Zustand über, den man vielleicht am besten mit dem Ausdrucke morsch bezeichnen kann. Es war auffallend locker und bräunte sich früh. Die Vergleichung mit der normalen Knolle lehrte deutlich, dass zur gedeihlichen Entwickelung des Gebildes die Einwirkung des Lichtes und der Luft auf seinen oberen Theil nothwendig ist. Ob es sich dabei um einen directen Einfluss des Lichtes oder um reichliche Sauerstoffzufuhr, oder um beides handelt, wurde bisher nicht untersucht.

Noch ein dritter Versuch wurde angestellt, um die Knollenbildung am Stengel zu bewirken. Solche Arten, die, wie die Runkelrübe, ihre Knollen hauptsächlich aus der Wurzel herstellen, erzeugen an Stengelstecklingen zunächst zarte Wurzeln, von denen sich später eine zur Knolle gestaltet. Beim Radies ist die Hauptwurzel an der Knollenerzeugung nur wenig betheiligt. Es liess sich daher erwarten, dass Stengelstecklinge entweder an ihrer Basis direct zu Knollen anschwellen, oder einen Achselspross oder, was weniger wahrscheinlich, eine Adventiv-Wurzel zur Knolle gestalten würden. Der Versuch ergab aber, dass weder das eine noch das andere geschieht. Die aus jungen, emporstrebenden Achsen her-

Anschwellung. Diejenigen Objecte, deren mittlere Region
Hypokotyls mit der Hülle umgeben war, brachten unter dies
Knolle hervor, und zwar wieder in dem höchsten Theile; der
der Hülle, unmittelbar unter den Kotyledonen gelegene beleu
Theil verdickte sich dabei nicht, oder schwoll ebenfalls et
(Fig. 30, Taf. V), und in derselben Weise verhielt sich
der Erdoberfläche befindliche Region. An einzelnen so beha
Objecten waren drei Knollenansätze am Hypokotyl vorhand
oberer, ein mittlerer und ein unterer (Fig. 29, Taf. V. Die
waren auf der Strecke *a b* verdunkelt). Wichtig ist die Tl
dass die Knolle im Bereiche der verdunkelten Region s
höchsten, den Kotyledonen zunächst gelegenen Theile
Besonders lehrreich waren die folgenden Fälle. Im ersten
hypokotyle Glied in der Mitte auf kurzer Strecke von
dunkelnden Hülle umgeben. Unter ihr bildete sich ein
die sie allmählich spannte und endlich zum Platzen
(Fig. 13, Taf. V). An der Erdoberfläche, bei *c*, war e
Verdickung entstanden, keine aber unter den Kotyled
zweiten Object war das ganze Hypokotyl bis auf ein ku
Stück verdunkelt. Auch hier bildete sich die Knolle
der Hülle und trat, nachdem sie eine gewisse Grö
hatte, mit ihrem oberen Theile nach und nach aus der H
in derselben Weise, in der unter normalen Bedingunge
allmählich aus der Erde emporwächst (Fig. 21, Taf. V

Nachdem festgestellt worden, dass man den Ort
bildung verändern, dass man ihn mehr oder wenige
Wurzel verlegen kann, war die weitere Frage zu be
er sich ebenso wie nach unten auch nach oben vers
sich in das Epikotyl oder in noch höher gelege
Stengels verlegen lasse.

Um hierüber Klarheit zu erlangen, wurden ver
suche angestellt. Der erste bestand darin, dass
deren Stengel durch anfängliche Verdunkelung
Streckung veranlasst worden waren, der untere T
mit Stanniol-Hüllen umgeben wurde. Allein in kein
sich Knollen. Wohl kam es vor, dass der verdun
sich etwas verdickte, doch geschah dies in gleichför
ein Blick lehrte, dass es sich lediglich um ein Ve

tere stets
zbarer er-
ıarauf hin,
:kung des

arirend die
der Stengel
ollenbildung

ıen theilweise
ı bei ihr wird
kotyl erzeugt.
ıs die Knolle

e ersten Laub-
r Weise wieder
ıeil der Haupt-
on wechselnder
gross, wie beim
ormaler . Gestalt
·eren Theile des
f abgesetzt. Im
Fig. 24, Taf. V);
:s die obere; das
verdickten Theile
le am häufigsten
solche Fälle vor,
ıich dünner wurde
·n. . Niemals aber
lie Wurzel wahr-

ılt werden, nur sei
ıchdem sie eine ge-
ıem Bande umgiebt,
Stellt man den Ver-
.erliche Rüben über-

gestellten Stecklinge bildeten an ihren Basen reichlich Wurzeln, aber keine verdickte sich, und eben so wenig geschah dies von der Spross-Basis oder von einem Achselsprosse. Wohl aber nahmen die Triebe, sobald sie sich genügend bewurzelt hatten (Fig. 17, Taf. III), ihr Längenwachsthum wieder auf und bildeten Blüthenstände. Auf diese Objecte werden wir später zurückkommen.

Fassen wir nunmehr die Ergebnisse unserer Versuche kurz zusammen.

Der Ort und die Gestaltung der Knolle des Radies hängen von inneren und äusseren Bedingungen ab. Folge der ersteren ist, dass das Organ aus dem hypokotylen Gliede und einem kurzen Ende der Hauptwurzel hervorgeht, und dass es seine specifische Form erhält, die annähernd einem abgeflachten Rotations-Ellipsoid gleicht.

Unter den äusseren Bedingungen steht das Licht obenan. Seine Wirkung auf das Wachsthum der Knolle ist hemmend, die der Dunkelheit fördernd. Darauf beruht es, dass man durch wechselnde Combination der Bedingungen die Gestaltung und auch den Ort der Knolle wesentlich beeinflussen kann. Es gelang, den letzteren fast vollständig in die Hauptwurzel zu verlegen, die damit vicarirend für das Hypokotyl eintrat.

Aus dem Umstande, dass bei derselben abnormalen Combination von Bedingungen die Form der Knolle nicht unbeträchtliche Verschiedenheit zeigt, folgt, dass die inneren Bedingungen in den einzelnen Individuen mit verschiedener Grösse wirken. Diese Thatsache kann nicht überraschen, wenn man bedenkt, dass es sich ja höchst wahrscheinlich um ein ganzes System solcher Bedingungen handelt, dessen einzelne Bestandtheile in den Individuen nicht völlig gleich sind.

Unter normalen Verhältnissen wird das ganze Hypokotyl zur Knolle gestaltet. Unsere Versuche mit stark etiolirten Objecten lehren, dass an ihnen nicht das ganze Gewebe des Organs zur Anschwellung bestimmt ist, sondern dass auch an dem verlängerten Gebilde die normale Knollenform durch örtlich beschränktes Wachsthum hergestellt wird.

Eigenthümlich und schwer zu deuten ist die Thatsache, dass die von der Dunkelheit so abhängige Knolle, nachdem sie eine gewisse Grösse erreicht hat, das Wachsthum ihres oberen Theiles unter der Tagesbeleuchtung vollendet. Vielleicht beruht dies darauf, dass

dieser Theil weniger lichtempfindlich ist, während der untere stets im Dunkel verharrt und sich offenbar als beträchtlich reizbarer erweist. Unsere sämmtlichen Experimente weisen deutlich darauf hin, dass die Pflanze stets bestrebt ist, diesen der Wirkung des Lichtes zu entziehen.

Wie schon hervorgehoben, vermag die Wurzel vicarirend die Function des Hypokotyls zu übernehmen, nicht aber der Stengel oberhalb der Kotyledonen. Alle Versuche, ihn zur Knollenbildung zu veranlassen, scheiterten.

Versuche mit einer gelben runden Rübe.

Die mit dem Radies angestellten Versuche wurden theilweise auch mit einer frühen gelben Rübe ausgeführt. Auch bei ihr wird die Knolle so gut wie ausschliesslich vom Hypokotyl erzeugt. Unsere Fig. 26 auf Taf. V zeigt ihre Form, die, was die Knolle selbst anlangt, völlig der normalen gleicht.

Wurden die jungen Pflanzen zu der Zeit, als die ersten Laubblätter erschienen, dem Boden entnommen und in der Weise wieder eingepflanzt, dass das hypokotyle Glied und ein Theil der Hauptwurzel frei emporragten, so entstanden Knollen von wechselnder Gestalt, doch war der Formenreichthum nicht so gross, wie beim Radies. Im einen Falle wurden Gebilde von normaler Gestalt erzeugt (Fig. 26, Taf. V); sie gingen aus dem oberen Theile des Hypokotyls hervor und waren vom unteren scharf abgesetzt. Im anderen nahmen sie fast birnförmige Gestalt an (Fig. 24, Taf. V); die untere Region erreichte grösseren Umfang als die obere; das untere Ende war auch hier scharf von dem nicht verdickten Theile des Hypokotyls abgegrenzt. Diese Form wurde am häufigsten beobachtet. Neben den genannten kamen auch solche Fälle vor, in denen der Knollenkörper nach unten allmählich dünner wurde (Fig. 23, Taf. V), doch waren dies Ausnahmen. Niemals aber wurde eine Verschiebung der Knolle in die Wurzel wahrgenommen, wie wir sie beim Radies fanden.

Weitere Einzelheiten sollen nicht aufgezählt werden, nur sei noch erwähnt, dass, wenn man die Knolle, nachdem sie eine gewisse Grösse erlangt hat, in ihrer Mitte mit einem Bande umgiebt, sie ober- und unterhalb desselben anschwillt. Stellt man den Versuch zu rechter Zeit an, so entstehen zwei zierliche Rüben übereinander (Fig. 25, Taf. V).

Aus dem Angeführten geht hervor, dass die Knolle der gelben Rübe zwar auch bis zu einem gewissen Grade plastisch ist, durch äussere Einflüsse geformt werden kann, dass sie aber den [illegible] gestaltenden Factoren grössere Widerstände entgegensetzt, als der Radies. Das System der inneren Bedingungen ist bei ihr offenbar fester gefügt, als bei jener Pflanze.

Versuche mit *Daucus Carota*.

Auch mit einigen Kultur-Formen der *Daucus Carota* wurde experimentirt. Besonders dienten dazu eine frühe Rasse mit ganz kurzen Rüben und eine ebenfalls frühe Form mit etwas längeren Knollen. Bei beiden ist der Rübenkörper, der hier, wie bekannt, fast ausschliesslich von der Wurzel gebildet wird, von dem dünnen fadenförmigen Theile scharf abgegrenzt. In allen Fällen erlangte die Knolle normale Gestalt, mochte man sie bis zu *halber* Höhe oder ihrer ganzen Länge nach über der Erde wachsen lassen. Daraus geht hervor, dass das Licht hier einen noch geringeren gestaltenden Einfluss hat, als bei der gelben Rübe.

Die drei untersuchten Rassen von Pflanzen mit Wurzelknollen bilden sonach eine Reihe, die mit dem plastischen Radies beginnt und mit der formbeständigen Möhre endigt. Eine etwa unternommene Ausdehnung der Untersuchung auf andere, ähnliche [illegible] bildende Formen würde wahrscheinlich ergeben, dass diese sich der Reihe einordnen, den Endgliedern bald mehr, bald weniger gleichend. Möglich auch, dass noch gestaltsamere Körper vorkommen als der Radies.

R. Stengelknollen.

Wir kehren nunmehr zu den Stengelknollen zurück und berichten zunächst über einige Versuche, die auf das Ziel gerichtet waren, unsere früheren Erfahrungen über die Wirkung der äusseren Kräfte und zugleich der inneren Ursachen zu ergänzen und zu erweitern.

Was [illegible], so handelt es sich erstens um einen Einfluss der Wärme, wie er bisher nicht bekannt war, sodann um den des Lichtes. [illegible] der inneren Ursachen sei im Voraus bemerkt, dass sie uns in der Gestalt von Dispositionen des Organismus gegenüber treten, die mit den Jahreszeiten wechseln, Verhältnisse, die wir in unseren ersten Untersuchungen nicht wahrnahmen.

a) Die Bedeutung der Temperatur und des Lichtes.

Oxalis crassicaulis.

Von Züchtern ist behauptet worden, dass die Basellacee *Ullucus tuberosa* erst im Herbste bei sinkender Temperatur ihre Knollen bilde. Stelle man die Pflanze zu rechter Zeit in ein temperirtes Glashaus, so unterbleibe die Erzeugung dieser Organe, sonst aber wachse die Pflanze vegetativ weiter. Die Knollenbildung wäre demnach ein von der Temperatur abhängiger Vorgang. Unsere Versuche lehrten, dass diese Angabe nicht richtig ist[1]).

Einen Einfluss nun, wie ihn die Temperatur angeblich auf die Knollenbildung der *Ullucus* äussern sollte, finden wir thatsächlich bei einer anderen Art, unserer oft erwähnten *Oxalis crassicaulis*. Bevor wir dies durch Versuche zeigen, sollen die früher schon mitgetheilten Angaben über die Lebensweise der Pflanze durch einige für unseren neuen Zweck nothwendige weitere ergänzt werden.

Wie erwähnt, bildet der unterirdische Stengeltheil Rhizome, die im Sommer und frühen Herbste keine Knollen hervorbringen. Sie verzweigen sich, erreichen oft beträchtliche Länge und gestalten sich, wenn sie aus dem Boden hervortreten, zu Laubsprossen, die jedoch meist kurz bleiben. Hier und da kommt es auch vor, dass sie, nachdem schon die Verwandlung in den Laubspross vor sich gegangen, ihren Scheiteltheil umbiegen und in den Boden zurückkriechen.

Schon Zuccarini[2]) fiel auf, dass die Knollen erst sehr spät im Herbste, nicht lange vor dem Absterben der Pflanze, erzeugt werden[3]). Hildebrand bestätigt diese Beobachtung und vermuthet, dass die Zeit der Knollenbildung durch Witterungsverhältnisse beeinflusst werde. Im Jahre 1882 lieferten ihm im October Pflanzen an einer gewissen Stelle im Garten eine reiche Brut, an der sie im folgenden Jahre um dieselbe Zeit noch keinen Knollenansatz zeigten. Auf Grund dieser Beobachtungen gelangt Hildebrand zu dem Schlusse, dass hohe Temperatur und Trockenheit zur Knollenbildung erforderlich seien: „doch scheint hier eine hohe Temperatur und grosse Trockenheit zur Brutbildung nöthig zu

1) l. c., p. 48.

2) J. G. Zuccarini, Abhandl. d. math.-physik. Klasse d. K. Akademie d. Wiss. zu München, I, 1832, p. 235.

3) F. Hildebrand, Die Lebensverhältnisse der *Oxalis*-Arten, Jena 1884, p. 30 u. 31.

sein, wie sie in unserem Klima sich nicht im September der Pflanze bieten lässt."

Soweit unsere Erfahrung reicht, wird die Knollenerzeugung bei dieser Art am Schlusse der Vegetations-Periode gerade durch sinkende Temperatur hervorgerufen. Ist der Herbst lange warm, dann beginnt sie später, als wenn früh schon niedrige Temperatur eintritt. So waren in dem warmen Herbste des Jahres 1895 am 1. October an den untersuchten Pflanzen noch keine Knollen vorhanden; im Herbste 1896 dagegen, in dem sich schon um den 20. September kühle Witterung einstellte, wurden bereits am 26. September Knollen beobachtet, die, wie aus ihrer Grösse zu schliessen, erst wenige Tage alt waren. — Im Herbste 1897 herrschte über die Mitte des September hinaus warmes, sommerliches Wetter. Am 2. October aber trat ein Wechsel ein; am 4. October stieg die Temperatur am Tage nicht über 12° C. und sank in der Nacht auf 7,5° C. Aus Sorge vor Nachtfrösten, die der Pflanze gefährlich sind, wurden die Stöcke nun zu weiterer Pflege ins Kalthaus gestellt. Die Untersuchung mehrerer Objecte lehrte, dass nur ausnahmsweise einige Knollenansätze erzeugt worden waren. In den letzten Tagen des September waren solche noch nicht vorhanden.

Die angegebenen Thatsachen sprechen deutlich dafür, dass Temperatur-Abnahme im Herbste die Pflanzen zur Knollenbildung veranlasst. Wir wollen nun versuchen, einen Theil der sich an diese Beobachtungen knüpfenden Fragen experimentell zu lösen. Es war von vornherein anzunehmen, dass es sich hier um Dispositionen der Objecte handle, die in den verschiedenen Jahreszeiten nicht constant seien. Um darüber Klarheit zu erlangen, wurden zwei Reihen von Versuchen angestellt, die eine mit abgeschnittenen Sprossstücken, die andere mit abgeschnittenen Rhizom-Theilen.

1. Versuche mit Sprossstücken.

Zunächst sei das Verhalten von Stecklingen zu verschiedener Jahreszeit erörtert.

Die Vermehrung unserer Pflanze durch Stecklinge ist sehr leicht. Schneidet man im Sommer Sprossstücke ab, steckt sie mit dem basalen Theil in Erde, nachdem man die daran stehenden Blätter entfernt hat[1]), und behandelt sie mit der bei der Zucht

1) Die fleischige Beschaffenheit des Stengels und der Blätter dieser Pflanze gestattet, an dem Stecklinge alle oberirdischen Blätter stehen zu lassen, ein wichtiger Umstand für die rasche Entwickelung der jungen Pflanzen.

von Stecklingen üblichen Vorsicht, so bewurzeln sie sich leicht und wachsen rasch zu kräftigen Pflanzen heran, die im Boden Rhizome, aber, wie die Mutterpflanzen, vor dem Spätherbste keine Knollen bilden.

Wiederholt man den Versuch bis zur Mitte des September, so zeigen die Objecte das angegebene Verhalten, doch ist in der späteren Jahreszeit das gesammte Wachsthum weniger ergiebig, als im Sommer. Selbst als am 18. September 1896 Sprosse gesteckt und im Kalthause gehalten wurden, in dem die Temperatur vor dem 1. October in einer Nacht schon auf 11° C. sank, erzeugten sie noch rasch Wurzeln und bald darauf kurze Stolonen.

Das Verhalten der Stecklinge ändert sich aber, wenn man sie in späterer Zeit herstellt. Einige Beispiele mögen dies zeigen. Am 5. October (1897) gepflanzte kräftige Stecklinge, 10—12 cm lange Sprossenden, bewurzelten sich im Kalthause unter einer Glocke und konnten dann ohne Bedeckung dem Sonnenlichte ausgesetzt werden. Sie wuchsen jedoch nicht merkbar in die Höhe, hielten sich aber lange frisch, länger als die Pflanzen, von denen man sie genommen hatte. Im December starben sie nach und nach ab. Bei der Untersuchung der unterirdischen Theile fand sich, dass sie ausser einem geringen Wurzelgeflechte verhältnissmässig stattliche Knollen gebildet hatten, die in den Blattachseln sassen. Rhizome waren nicht entstanden.

Von Neuem wurden Stecklinge am 22. October hergestellt und ebenfalls im Kalthause gehalten. Auch sie starben um die Mitte des December ab, ohne sich verlängert zu haben. Jeder hatte eine oder zwei zarte Wurzeln von etwa 30 mm Länge erzeugt, an denen einige kurze Seitenwurzeln entstanden waren. Alle führten ferner in den unterirdischen Blattachseln je 3 oder 4 Knöllchen, die entweder sitzend waren oder die Enden von höchstens 6 mm langen Ausläufern bildeten. Die Knöllchen maassen bis zu 13 mm in der Länge und bis zu 12 mm in der Dicke.

Zu den bisher besprochenen Versuchen dienten Sprosse normal gezogener Pflanzen. Da diese im Laufe des November allmählich verfallen und Glieder von genügender Kräftigkeit nicht mehr aufweisen, so wurden zu den folgenden Experimenten Sprosse solcher Pflanzen genommen, deren Knollenbildung im Boden verhindert war, und die in Blättern und Stengeln noch reichlich Assimilate führten.

Am 5. November wurden solche Sprossstücke als Stecklinge benutzt und diese theils wieder im Kalthause, theils im Vermehrungshause aufgestellt, dessen Temperatur in dieser Jahreszeit nicht unter 17° C. sank und gewöhnlich nicht über 24° C. stieg. Keiner von ihnen erzeugte mehr Wurzeln, wohl aber im Bereiche des Bodens je 2—4 Knöllchen, die aus den Knospen der Blattachseln direct hervorgingen (Fig. 38, Taf. III).

Am 29. November wurde der Versuch zum letzten Male wiederholt, und die noch ziemlich frisch aussehenden Sprosse im Vermehrungshause den für die Zucht von Stecklingen günstigsten Bedingungen ausgesetzt. Auch an ihnen entstanden keine Wurzeln mehr, sondern nur noch sitzende Knöllchen. Schon Ende December waren ihre oberirdischen Theile abgestorben.

Soviel über die normal eingesetzten Stecklinge. Wir besprechen nun noch einige weitere Bemühungen, den Einfluss der äusseren Bedingungen bei der Zucht der Stecklinge zu bestimmen.

Stellt man Sprossstücke in den Monaten Juni, Juli oder August, statt sie in Erde zu pflanzen, in Gefässe mit Wasser so tief, dass der basale Theil einige Centimeter weit eingetaucht ist, und hält die Objecte unter diffuser Beleuchtung, so erzeugen sie im Bereiche des Wassers Wurzeln und wachsen am Scheitel langsam in die Höhe. Die nun entstehenden Blätter werden, wenn man nicht Nährstofflösung bietet, immer kleiner, doch bleiben die Pflanzen lange frisch, ohne Rhizome zu bilden.

Etwas anders verhalten sich die Sprosse, wenn man sie bei übrigens derselben Behandlung dem Dunkel aussetzt. Dann bringen sie gewöhnlich keine Wurzeln hervor; wenn ausnahmsweise eine solche entsteht, so ist es nur ein dünner Faden. Dagegen wächst der Scheitel stark vergeilend in die Länge, bis endlich alle Nahrung erschöpft ist und der Verfall eintritt.

Nur wenig verschieden gestalten sich die Verhältnisse, wenn man den Versuch in der zweiten Hälfte des September anstellt. Sprosse, die am 18. September von den Mutterpflanzen getrennt und, in Wasser gestellt, theils wieder dem Dunkel, theils dem diffusen Tageslichte ausgesetzt wurden, wichen nur dadurch ab, dass ihre Producte umfangreicher, besonders die vergeilenden Sprosstheile länger und stärker wurden. Auch entstanden nunmehr an allen verdunkelten Sprossen einzelne schwache Wurzeln. — Die

ganze Entwickelung bewies, dass die Triebe jetzt reicher an plastischem Material waren, als in den Sommermonaten.

Ein weiter abweichendes Verhalten beobachtet man aber, wenn der Versuch später, im October, ausgeführt wird.

Am 5. October wurden wieder gleich kräftige Sprosse in der erwähnten Weise, theils im Dunkeln, theils im diffusen Tageslichte aufgestellt. Die Temperatur an beiden Orten war annähernd dieselbe. Nun stellte sich heraus, dass die beleuchteten Objecte keine Wurzeln bildeten, auch an den Scheiteln nur wenig wuchsen, aber frisch blieben bis in den December. Bevor sie abstarben, brachten sie in Blattachseln, die dicht über dem Wasserspiegel standen, kleine sitzende Knöllchen von dunkelrother Farbe hervor.

Auch die im Dunkeln gehaltenen Sprosse erzeugten keine Wurzeln und wuchsen am Scheitel nur wenig. Wohl aber entstanden, nachdem die Blätter abgefallen waren, aus einzelnen Achselknospen feine Stolonen, die geneigt abwärts wuchsen, 6, 8, 10, ja in einem Falle selbst 18 cm lang wurden, aber keine Knollen hervorbrachten. Sie standen über dem Wasser, 3—5 cm vom Scheitel und selbst 10 und mehr cm von der Basis entfernt. Auch beim Absterben bildeten diese Objecte keine Knollen.

Von Neuem wurde der Versuch ausgeführt am 22. October. Wiederum wurden mehrere in Wasser gestellte Sprosse dem Dunkel, andere dem Tageslichte ausgesetzt. Da im vorigen Versuche die Objecte der verdunkelten Wasser-Kultur Rhizome erzeugt hatten, deren Entstehung nicht beobachtet wurde an den Sprossen, die mit ihren Basen von Erde umgeben waren, so wurde noch eine weitere Reihe von Stecklingen in Töpfe mit feuchter Erde gepflanzt und ebenfalls der Wirkung des Lichtes entzogen. Auch dieses Mal wuchsen die beleuchteten Sprosse nicht mehr. Sie liessen nach einiger Zeit die Blätter fallen und brachten endlich wieder kleine, sitzende Knöllchen hervor.

Die Sprosse der verdunkelten Wasser-Kultur verhielten sich nicht ganz gleichartig. Die einen verlängerten ihr Scheitelende wenig oder gar nicht, bildeten aber über oder dicht unter der Wasseroberfläche Rhizome, deren Spitzen sich später zu kleinen Knollen gestalteten. Die Länge der Rhizome betrug 4—6 cm. — Verschieden hiervon war die Ausbildung zweier Objecte. Auch sie erzeugten unterhalb des Scheitels je ein Rhizom, die, nachdem sie eine Länge von 7 und 9 cm erreicht hatten, in Knollenbildung übergingen. Ausserdem verwandelten sich die Scheitel der Sprosse

selbst in Rhizome von 10 und 13 mm Länge, an deren Spit
endlich ebenfalls Knollen entstanden, eine merkwürdige Erscheinu

Den Abschluss erhielt diese Reihe von Versuchen mit ei
am 29. October vorgenommenen Wiederholung der zuletzt
schriebenen Dunkel-Kulturen, in denen die Sprosse theils
Wasser, theils in feuchter Erde standen. Auch dieses Mal
zeugten die in Erde gesetzten Stecklinge sitzende Knollen, die
Wasser gestellten dagegen Rhizome, deren Scheitel später zu Kn
chen wurden. Auf die Angabe von Einzelheiten dürfen wir verzicht

Die Thatsache, dass in Wasser-Kulturen an den verdunkel
Sprossen Rhizome entstehen, deren Bildung im Hellen und a
an denjenigen verdunkelten Objecten unterbleibt, die in ihr
basalen Theile mit feuchter Erde umgeben sind, kann man s
vielleicht in folgender Weise deuten. Reichliche Wasseraufnah
und Dunkelheit befördern die Bildung gestreckter Organe,
Rhizome, Beleuchtung hemmt sie. Die beiden günstigen
dingungen sind allein bei den Kulturen in Wasser und im Dunk
erfüllt, nicht aber bei den beiden anderen. — Auch auf die E
stehung der Knollen übt das Licht hemmenden Einfluss; sie wür
an den beleuchteten Objecten ebenfalls nicht auftreten, wären ni
die inneren fördernden Ursachen stärker, als der entgegenwirke
äussere Factor.

Fassen wir nunmehr die Ergebnisse unserer Versuche mit Ste
lingen kurz zusammen. Sie dürften nicht nur für den hier
handelten besonderen Gegenstand, sondern auch für die allgeme
Theorie der künstlichen vegetativen Vermehrung einigen We
haben.

Die innere Structur der Sprosse, ihre Qualität ist nicht c
stant, sondern ungleich in den verschiedenen Abschnitten
Vegetations-Periode. Im ersten, längeren Zeitraume, der den Frühli
Sommer und frühen Herbst umfasst, ist das Wachsthum energi
und wesentlich auf die Ausbildung des Individuums gerichtet;
entstehen die Laubsprosse, Wurzeln, daneben Rhizome, aber ke
Knollen. Am Schlusse der Periode, in der Zeit von etwa Mi
October an, ist jene Wachsthums-Energie fast gänzlich verschwund
alle Thätigkeit nun der Fortpflanzung zugewandt, es bilden s
nur noch Knollen. Zwischen diesen beiden Abschnitten findet s
eine Uebergangszeit, in der das Wachsthum der Sprosse u
Wurzeln allmählich erlischt und die Knollenerzeugung eintritt.

Die Bildung der Wurzeln an den im ersten Zeitabschnitte hergestellten Stecklingen ist abhängig von der Beleuchtung des oberen Theiles; sie findet nur dann in ergiebiger Weise statt, wenn das Licht einwirkt; an verdunkelten Objecten unterbleibt sie entweder ganz oder ist sehr spärlich. Dieses Verhalten beobachtet man bei anderen darauf untersuchten Arten nicht, und es wird eine im Ganzen selten vorkommende Ausnahme darstellen. Es ist um so auffallender, als das Licht auf den örtlichen Vorgang der Wurzelbildung selbst hemmend einwirkt. Die nähere Untersuchung dieses Gegenstandes ist noch nicht abgeschlossen, und wir können daher die Ergebnisse erst später mittheilen.

Werden die Sprosse im Hellen in Wasser kultivirt, so erzeugen sie während der ersten Periode, wenn auch sparsam, Wurzeln und wachsen in beschränkter Weise. Im Dunkeln etioliren sie, bilden aber so gut wie keine Wurzeln. — In der Uebergangs-Periode erzeugen die beleuchteten Sprosse keine Wurzeln, wohl aber sitzende Knöllchen, indessen die verdunkelten Objecte zunächst bloss Rhizome, aber noch keine Knollen hervorbringen. — In der Schluss-Periode endlich entstehen an den beleuchteten Trieben Knollen, an den verdunkelten Rhizome, die an den Scheiteln in Knollen übergehen.

2. Versuche mit Rhizomen.

Trennt man in der Periode energischen Wachsthums Rhizome von der Pflanze und legt sie entweder ganz oder in Stücke zerschnitten in feuchte Erde, so verhalten sie sich, wie die Rhizome anderer Arten unter denselben Bedingungen. Sie bilden aus ihren Scheiteln oder aus apicalen Seitenknospen aufwärts gerichtete Triebe, die sich zu normalen Laubsprossen gestalten. Knollen wurden an den Rhizomen um diese Zeit niemals beobachtet.

Ganz anders verhalten sich die Organe, wenn man sie in der Uebergangs- und in der dritten Periode zum Versuche verwendet. Legt man Rhizom-Theile zu Ende September oder Anfang October in Schalen und umgiebt sie den natürlichen Verhältnissen entsprechend mit Erde, stellt dann die Schalen zunächst im Freien, später, wenn Nachtfröste eintreten, im Kalthause auf, so entwickelt keines mehr einen Laubtrieb; es entstehen nunmehr Knollen, die sich bei der niedrigen Temperatur zwar langsam, aber endlich doch an allen bilden. Sie gehen aus den primären Scheiteln der Organe oder aus Achselknospen hervor. Da die Menge der Reserve-Stoffe in

solchen Rhizomen nicht gross ist, so erreichen auch die Knollen nur geringen Umfang.

Diese Verhältnisse treten aber nur dann ein, wenn man die Objecte einer niedrigen Temperatur aussetzt, die Nachts etwa 10° C. nicht übersteigt. Stellt man dagegen die Schalen in einem Raume auf, der eine Temperatur von 16—18° C. hat, dann entstehen an einzelnen Rhizomen emporwachsende, echte Laubsprosse, während andere Knöllchen bilden. Giebt man endlich den Schalen einen Platz im Vermehrungshause, dann unterbleibt die Knollenbildung fast gänzlich und es treten bloss Laubtriebe auf.

Nur ein Beispiel für das Gesagte sei angeführt. Am 5. October wurden 3 Schalen mit je 6 kräftigen Rhizom-Stücken versehen und an den drei verschiedenen Orten aufgestellt. An dem kühlen Orte erzeugten die Organe nur Knollen, in dem Raume mit 16—18° C. gingen aus drei Rhizomen Laubtriebe, aus den drei übrigen Knollen hervor; im Vermehrungshause aber bildeten alle 6 Rhizome Laubsprosse.

Noch weiter von dem in der ersten Periode beobachteten weicht das Verhalten der Rhizome ab, wenn man sie in der dritten den verschiedenen Bedingungen aussetzt. Freilich konnte dies nur mit Organen geschehen, die in der Luft an den abnorm behandelten Objecten erzeugt waren. An ihnen entstanden überwiegend Knollen auch in der höheren Temperatur. Wieder möge dies nur ein Beispiel zeigen. Am 25. October wurden 3 Schalen mit je 6 Rhizomen versehen und an den drei verschiedenen Orten aufgestellt. Der Erfolg war, dass im Kalthause nur Knollen, in dem Raume mit der Temperatur von 16—18° C. von 5 Rhizomen Knollen, von einem ein Laubspross, im Vermehrungshause endlich von 2 Rhizomen Knöllchen und von zweien Laubsprosse erzeugt wurden, während 2 zu Grunde gingen, ohne Producte gebildet zu haben.

Zur Ergänzung der eben angeführten Versuche und des im früheren Abschnitten über das Verhalten unserer Rhizome Gesagten wurde noch ein Experiment angestellt. Es handelte sich darum, ob die in später Jahreszeit abgeschnittenen, mit Reserve-Stoffen gefüllten Rhizome, wenn man sie in feucht gehaltenen Glasschalen der Entwickelung überlässt, direct Knollen bilden oder zuvor noch in die Länge wachsen. Zu dem Ende wurden am 27. October zwei Schalen mit je 5 Rhizomen versehen, deren Länge genau bestimmt worden war, und die eine dem Dunkel, die andere dem diffusen

Tageslichte ausgesetzt. Beide Schalen befanden sich in demselben Raume unter annähernd gleicher Temperatur.

Die der Beleuchtung entzogenen Objecte verlängerten sich an ihren Scheiteln sämmtlich und zwar in horizontaler Richtung; die Zunahme selbst betrug zwischen 4 und 10 mm. Dann entstanden an allen nach 8—10 Tagen Anschwellungen, die sich bald zu Knöllchen gestalteten.

An den Rhizomen, die dem Lichte ausgesetzt waren, verlängerten sich die Scheitel entweder nicht in messbarer Weise, oder sie nahmen um 2—3 mm an Länge zu und bildeten dann ebenfalls Knollen. Ein starkes Rhizom erzeugte einen feinen, langen, ausläuferartigen Laubspross, der sich als positiv-heliotropisch erwies.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass zwar die Rhizome sich noch etwas verlängern, besonders im Dunkeln, dass sie aber ihre Qualität nicht verändern und bald Knollen erzeugen; nur vereinzelt treten an den beleuchteten Objecten zarte Laubtriebe auf. Das ganze Verhalten entspricht den zuvor gewonnenen Ergebnissen.

Nachdem die Bedeutung der Wärme für die Wachsthumsweise der Rhizome im Herbste festgestellt worden, ergab sich die Frage, ob man nicht auch im Sommer im Stande sei, durch niedrige Temperatur die Rhizome zur Knollenbildung zu veranlassen. War nach den bisher gewonnenen Erfahrungen auch nicht als wahrscheinlich anzunehmen, dass die Rhizome in den verschiedenen Perioden der Temperatur gegenüber constante Qualität besässen, so musste doch ein Versuch angestellt werden. Seine Ausführung war sehr einfach. Im Monat Juli wurden 14 Rhizome in zwei mit Erde gefüllte Thonschalen gelegt und diese in einem Eiskasten untergebracht, dessen Temperatur gewöhnlich 6—7° C. betrug, nicht unter 5° sank und nicht über 9° stieg. Bei diesen Wärmegraden würden im Herbste nur Knollen erzeugt werden. Die Rhizome entwickelten sich sehr langsam, bildeten aber nach 4—5 Wochen sämmtlich Laubsprosse, die in dem dunkeln Raum etiolirten. Auch nicht eine einzige Knolle wurde hervorgebracht.

Ob bei noch niedrigerer Temperatur, als der angegebenen, die Rhizome sich anders verhalten, wurde nicht untersucht.

Ueberblicken wir die mit den Rhizomen ausgeführten Versuche, so ergiebt sich, dass diese Organe, wie die Laubsprosse, im Laufe der Vegetations-Periode ihre innere Structur verändern. Im ersten,

grösseren Zeitabschnitte wachsen sie, wenn im Zusammenhange mit der Mutterpflanze, dauernd als Rhizome oder gehen nur gelegentlich in Laubsprosse über. Getrennt von der Achse gestalten sich ihre Scheitel stets zu Laubsprossen, und zwar geschieht dies bei hoher und bei niedriger Temperatur. Anders sind die Verhältnisse in der späten Jahreszeit. In der Uebergangs-Periode bilden die Rhizome bei niedriger Temperatur Knollen, bei Zimmer-Temperatur theils Knollen, theils Laubsprosse, in der Temperatur des Vermehrungshauses fast nur Laubsprosse. — Am Schlusse der Wachsthums-Periode endlich werden auch in dem Raume mit Zimmer-Temperatur fast ausschliesslich Knollen, im Vermehrungshause theils Knollen, theils Laubsprosse erzeugt.

Vergleicht man das Verhalten der Sprossstecklinge mit dem der abgeschnittenen Rhizome, so zeigt sich, dass von den äusseren Bedingungen bei jenen hauptsächlich das Licht, bei diesen dagegen die Temperatur einwirkt. Zwar hat bei den ersteren auch die Temperatur, bei den letzteren auch das Licht Einfluss, aber bei beiden treten diese Einflüsse jedesmal zurück hinter der Wirkung des stärkeren Agens.

Die beiden Kräfte, das Licht und die Wärme, greifen hier also in besonderer und bedeutsamer Weise in den Gestaltungs-Process der Organe ein; es kommt ihnen hohe formative Wirkung zu[1]).

An die im Vorigen niedergelegten Ergebnisse unserer Untersuchung knüpfen sich mancherlei Probleme. Vor Allem drängt sich die Frage auf, wie man die an den Rhizomen und Sprossen im Laufe der Vegetations-Periode auftretenden Veränderungen der Qualität causal verstehen könne. Jedem mit den heutigen biologischen Theorien Vertrauten liegt der Versuch nahe, sich die Vorgänge durch die Annahme kleinster specifischer Einheiten, Keimchen, Pangene, Biophoren, zu deuten und es leuchtet ein, dass man mit Hilfe solcher Vorstellungen einen Theil der uns beschäftigenden Processe, wenn auch nicht erklären, so doch versinnlichen kann, und darin liegt immerhin ein Gewinn. Unaufgehellt aber bleiben die dynamischen Vorgänge, bleibt der Einfluss der äusseren Agentien auf die Organe, auf die der Hypothese nach ihr wahres Wesen ausmachenden

1) Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf die Knollenbildung der Kartoffel werden in unserer nächsten Arbeit mitgetheilt werden.

kleinsten Einheiten. In diesem wichtigen Punkte lassen uns die fraglichen Annahmen im Stiche.

Als nächstes Hilfsmittel zur Deutung der Vorgänge bietet sich die Hypothese der specifischen Substanzen. Man kann sich vorstellen, dass in den Blättern der *Oxalis* specifische laubspross-, wurzel-, rhizom- und knollenbildende Stoffe erzeugt werden, die, allerdings aus unbekannten Ursachen, an die ihnen entsprechenden Orte strömen. Um uns nur an die beiden zuletzt genannten Substanzen zu halten, so kann man annehmen, dass im Sommer nur rhizom-, im Herbste dagegen knollenbildende erzeugt werde, und sich damit die Verschiedenheit der Producte zurecht legen. Allein wie ist nun die Thatsache zu erklären, dass man bloss durch verschiedene Temperatur bestimmen kann, ob an den Rhizomen in der Uebergangs-Periode im Herbste Laubsprosse oder Knollen entstehen sollen? Ist anzunehmen, dass durch die Temperatur die eine Substanz in die andere verwandelt werde? Oder sollen wir uns vorstellen, dass stets beide Substanzen vorhanden seien, dass aber bei den verschiedenen Wärmegraden jedesmal nur eine zur Geltung gelange? Die Hypothese giebt auf diese Fragen keine Antwort und lässt uns hier ebenso unbefriedigt, wie sie es in den früher besprochenen Fällen that.

Eine dritte Möglichkeit, wenigstens den dynamischen Theil der uns beschäftigenden Dinge verständlich zu machen, bietet sich in Folgendem. Nach den Vorstellungen, die wir der mechanischen Wärme-Theorie verdanken, gehen bei hoher Temperatur alle molekularen Bewegungen lebhaft von Statten; in einem Gemische complicirter Verbindungen, wie das Plasma es darstellt, treten leicht Umlagerungen, besonders Dissociationen auf. Hierauf beruht die Entfaltung des Körpers, sein rasches Wachsthum, die Bildung locker gebauter, wasserreicher Organe. Anders bei niedriger Temperatur. Unter ihr sind die Bewegungen langsam, die Summe der Umlagerungen ist geringer. Daher keine Entfaltung des Organismus, statt dessen die Bildung kurzer, geschwollener, wasserarmer Glieder, der Knollen. Das Zweckmässige ergäbe sich hier also mit mechanischer Nothwendigkeit.

Allein diese Vorstellung passt nur für Pflanzen mit der Lebensweise unserer *Oxalis*; sie gilt nicht für solche Formen, die, wie die Kartoffeln, schon in der frühen Periode bei hoher Temperatur ihre Knollen erzeugen.

So stossen wir also überall auf Schwierigkeiten, die zum Bewusstsein führen, dass auf dem Gebiete der physiologischen Morphologie, mehr vielleicht als auf irgend einem, unser Wissen erst im Werden ist.

b) Die Wirkung von Licht, Druck und Wasser.

Im Vorigen wurde eine eigenthümliche Combination der Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Organe mit wechselnden inneren Dispositionen behandelt. Wir wenden uns nunmehr zur Besprechung von Versuchen, die auf die Feststellung des Einflusses des Lichtes, eines auf die Organe ausgeübten Druckes und endlich des Wassers gerichtet waren. Auch hier handelt es sich theilweise wieder um Combinationen von Wirkungen der verschiedenen Agentien, so dass es sich empfiehlt, die sämmtlichen Gegenstände unter gemeinsamer Ueberschrift zu erörtern.

In unserer ersten Arbeit wurde experimentell gezeigt, dass dem Lichte für die Knollenbildung verschiedener Pflanzen, besonders der Kartoffel, eine ausserordentliche Bedeutung zukommt. Den damals gewonnenen Erfahrungen vermögen wir heute nichts hinzuzufügen, was die Sache ihrem Wesen nach erweiterte. Wohl aber sind wir im Stande, einige ergänzende Angaben zu machen, vor Allem auch die Form des Versuches zu vereinfachen. Vielleicht dürfte dies denen nicht unwillkommen sein, die Vorlesungen über Wachsthums-Physiologie halten und ihren Zuhörern solche Gegenstände vorführen möchten. Der Verfasser thut dies seit einer Reihe von Jahren und findet, dass der Versuch nicht erheblich mehr Mühe verursacht, als etwa die bekannten Kulturen in Nährlösung.

Versuche mit der Kartoffel.

(*La Belle de Fontenay.*)

Die in unseren ersten Versuchen fast ausschliesslich verwandte Rasse *Marjolin*, Sechswochen-Kartoffel, hat die Eigenschaft, an den grünen, oberirdischen Theilen dann, wenn ihr die Knollenbildung im Boden versagt ist, gar keine oder höchstens ganz kurze Stolonen hervorzubringen. Längere derartige Gebilde entstehen nur an dem eigenthümlichen, als Vortrieb bezeichneten, verdickten Theile der Hauptachse[1]), nicht aber in ihrer höheren Region. In

1) l. c., Fig. 1, Taf. I.

der Regel bilden sich die Knollen hier direct in der Blattachsel[1]), nicht an einem vorher erzeugten Ausläufer. Offenbar beruht dies darauf, dass das Wachsthum der Stolonen durch das Licht in noch höherem Maasse gehemmt wird, als das der Knollen. Zu bemerken ist jedoch, dass das Wachsthum der Stolonen auch im Boden schwach ist, dass die Knollen in verhältnissmässig geringer Entfernung von der Mutterachse entstehen.

Anders wächst die Rasse *la Belle de Fontenay*. Auch diese bildet unter diffuser Beleuchtung aus den Terminal-Knospen ihrer Knollen leicht Vortriebe, die früh kurze Stolonen hervortreten lassen. Pflanzt man solche Knollen in der von uns beschriebenen Art und sorgt durch geeignete Behandlung dafür, dass die knollenbildende Stengel-Region dauernd über der Erde steht, dann bemüht sich die Pflanze zunächst, aus der Mutterknolle und dem Vortriebe Stolonen in den Boden zu senden, die, wenn man sie ungestört wachsen lässt, sich an ihren Scheiteln bald zu Knollen gestalten. Werden aber diese Stolonen entfernt, dann entstehen neue an der Laubachse zunächst in deren unterer, danach auch mittlerer Region. Die dort entspringenden sind meist fein, fadenförmig, nur mit winzigen Blättern versehen und stehen gewöhnlich in Büscheln beisammen. Etwas höher am Stengel beobachtet man Gebilde von der Form des in Fig. 36, Taf. V dargestellten. Hier ist die Achselknospe zu einem etwas stärkeren Stolo geworden, der an seiner Basis zwei zarte Seitenglieder erzeugt hat. In höherer Region, etwa 20—30 cm über der Basis, folgen Stolonen von der in Fig. 43, Taf. V bezeichneten Gestalt; sie sind länger, etwas stärker und führen weiter entwickelte Blätter, als die tiefer stehenden, besonders der Scheitel ist mit einem kleinen Blätterschopfe versehen. An den noch höher gelegenen Theilen der Achse werden die Stolonen allmählich kürzer, dafür aber gewöhnlich kräftiger. In der Mitte oder in einiger Entfernung darüber hört ihre Bildung gänzlich auf.

Bald nach der Anlage der Stolonen entstehen an den Enden der unteren, fadenförmigen die ersten Knöllchen. Sorgt man dafür, dass deren Zahl beschränkt bleibt, so gewahrt man sie nach kurzer Zeit auch an den höher stehenden Stolonen, ja es bilden sich weiterhin auch über der stolonenführenden Region bis zum

1) l. c., Fig. 7, Taf. II und Fig. 1, Taf. III.

Scheitel der Achse Knollen, die direct aus den Knospen hervorgehen und in den Blattachseln sitzen (Fig. 34, Taf. V).

Die eben beschriebene Aufeinanderfolge der verschiedenen Glieder wurde an einzelnen Stöcken auffallend streng eingehalten, an andern war sie minder genau, und es folgten sich die Glieder zwar im Allgemeinen in der angegebenen Ordnung, im Einzelnen aber mit mancherlei kleinen Abweichungen. In keinem Falle aber entstanden in der hohen Region Stolonen, sondern stets nur Knollen. — Im Bereiche der Stolonen werden hier und da zierliche Mittelbildungen zwischen Knolle und Stolo erzeugt, Gestalten ähnlich der in Fig. 43 abgebildeten, aber mit örtlicher knollenförmiger Verdickung.

Hat man die Pflanze in die beschriebene Verfassung gebracht, dann lässt sich der Einfluss des Lichtes auf die Knollenbildung leicht darthun. Es genügt, einen Stolo mit einer Stanniol-Hülle zu umgeben, um in kurzer Zeit die Umwandlung herbeizuführen. Beispiele geben unsere Figuren 43, 33, 34, 35 u. 40 auf Taf. V. Den in der ersten dargestellten Ausläufer versah man mit der verdunkelnden Hülle. Schon nach 14 Tagen wurde diese von der darunter gebildeten Knolle gesprengt. Nach völliger Entfernung der Kapsel fand man die in Fig. 33 abgebildete Knolle oder vielmehr das Knollen-System, unter dem noch zwei Stolonen erzeugt worden waren. Die beim Beginne des Versuches grünen Blätter des Stolo waren gelb geworden und theilweise schon abgefallen, in einigen ihrer Achseln Tochterknollen entstanden. Auffallend war die starke Anschwellung der Blatt-Basen, die man an den normalen Knollen niemals wahrnimmt. Diese Erscheinung wurde unter ähnlichen Bedingungen schon früher beobachtet und in unserer ersten Arbeit besprochen.

Der eben beschriebene Versuch zeigt den ausserordentlich hemmenden Einfluss des Lichtes in schlagender Weise. Man kann ihn ebenso leicht an einer schon vorhandenen kleinen Knolle in der oberen Stengel-Region beobachten. Legt man die verdunkelnde Hülle um den Scheiteltheil einer solchen Knolle, so entwickelt sich dieser ungleich stärker, als er es im Hellen gethan haben würde. Neben anderen umgab man die in Fig. 34, Taf. V abgebildete Knolle bis zur Mitte mit der Stanniol-Kapsel; in 18 Tagen war der in Fig. 35, Taf. V gezeichnete Körper erzeugt. Ein weiteres Beispiel giebt Fig. 40, Taf. V. Hier war von zwei nebeneinander stehenden, etwa gleich grossen Knollen die eine mit der ver-

dunkelnden Hülle umgeben. Nach 18 Tagen hatte sich dieses Organ zu dem Gebilde rechter Hand gestaltet. Das Licht wirkt hier also wie ein grosses Hinderniss, nach dessen Entfernung das Wachsthum seinen Lauf nimmt, vergleichbar einem Bache nach Oeffnung der Schleuse.

Das Angeführte mag genügen. Wir fügen hinzu, dass die Rasse *„Royale"*, *„royal ash-leaved Kidney"*, sich der *„Belle de Fontenay"* sehr ähnlich verhält.

Von anderen Rassen sei hier nur noch der *Saucisse* erwähnt, die erst sehr spät und offenbar schwer an den beleuchteten Stengeltheilen Knollen hervorbringt. Sie zeigt dabei die Eigenthümlichkeit — und deshalb wird ihrer hier gedacht —, dass der primäre Achselspross gewöhnlich nicht anschwillt, dass aber seine Seitenglieder zu Knöllchen werden. Unsere Figuren 41 u. 37, Taf. V geben ein solches System in der Seiten- und unteren Ansicht wieder. Auf dem von der Mutterachse gebildeten, stark angeschwollenen und mit Reserve-Stoffen gefüllten Sockel sitzt der Achselspross mit seinen Seitenbildungen. Worauf die Verschiedenheit des Verhaltens der beiden beruht, wurde nicht untersucht. Ob der primäre Spross empfindlicher gegen den Lichteinfluss ist, als seine Seitenglieder oder ob es sich um einen inneren Unterschied anderer Art handelt, muss dahingestellt bleiben.

Versuche mit *Oxalis crassicaulis.*

Aus den bisher mitgetheilten Untersuchungen über die Rhizom- und Knollenbildung unserer Pflanze geht überzeugend hervor, dass die Einwirkung des Lichtes auf die Anlage und das Wachsthum der beiden Organe der für die Kartoffel festgestellten im Allgemeinen entspricht. Zur genaueren Beweisführung bieten solche Pflanzen, denen die Knollenbildung in der Erde versagt ist, geeignete Objecte. Sie bestreben sich im Herbste, wie früher geschildert, an der Mutterknolle selbst und dicht darüber aus der Basis der Laubachse Stolonen zu bilden, die, wenn man sie nicht stört, auf dem kürzesten Wege in die Erde hinabwachsen und sich an den Scheiteln zu Knollen entwickeln. Werden diese Rhizome entfernt, dann entstehen über ihrer Ursprungsstelle neue, theils direct aus der Mutterachse, theils aus den Scheiteln der unteren, belaubten Seitensprosse. Auch diese wachsen abwärts, aber in mehr oder minder weitem Bogen. Kann die Pflanze nicht auf

anderem Wege ihr Bedürfniss nach Knollenbildung befriedigen, dann gehen endlich aus den Scheiteln der Rhizome Knollen von rundlicher Gestalt hervor. Oft tritt vor der Anschwellung des Scheitels eine Verdickung des apicalen Endes des Rhizomes ein, die sich über 3—4 cm seiner Länge, ja noch weiter erstrecken kann (Fig. 14, Taf. III).

Die Rhizom - Bildung beginnt um dieselbe Zeit, in der normale Pflanzen anfangen, ihre Knollen zu erzeugen, oder auch etwas später. Von vornherein ist zu erwarten, dass die Hemmung des Rhizom- und Knollen-Wachsthums Störungen in der Stoffwanderung im Körper herbeiführt, eine Annahme, welche die Untersuchung bestätigt.

Um einen Maassstab für die Beurtheilung zu gewinnen, wurden zunächst einige dem Boden entnommene Rhizome normaler Pflanzen zu der Zeit auf Stärke untersucht, als eben die ersten Knollen auftraten. Es fand sich ein mässiger Reichthum daran in der Stärkescheide und in den kleinen Elementen der Rinde bis zu deren Mitte; die äussere Rinde und das Mark wiesen keine auf. Reicher dagegen war der Inhalt einiger kleinen Rhizome der abnormal gewachsenen Objecte. In ihnen waren die Stärkescheide und die angrenzenden Zellen ziemlich dicht mit Stärke gefüllt; diese fand sich ferner, wenn auch minder reichlich, in allen Elementen der Rinde und des Markes, die nicht Wasserzellen waren. Wie sich von selbst versteht, sind die Körner, besonders die peripherischen, von Chlorophyll-Körpern umschlossen.

In der Folge werden die Unterschiede beträchtlicher. Die am 15. November (1895) vorgenommene Untersuchung einer ganzen abnormalen Pflanze ergab folgende Verhältnisse. Ein starkes Rhizom führte in seinem hinteren Theile in Mark und Rinde reichlich Stärke; im vorderen Theile war der Gehalt dichter und vor der Knolle so dicht, wie in dieser selbst, die ganz damit gefüllt war. Reich versehen mit Stärke war ferner der untere Theil des Stammes; sie fand sich in der Scheide, sodann aber in allen Zellen mit Ausnahme der Wasserzellen (Fig. 56, Taf. II). Diese enthielten zwar auch Stärke, aber nur in Gestalt winziger Körnchen. Dasselbe Bild boten Querschnitte aus der mittleren Höhe des Stengels. Weiter oben nahm der Stärkegehalt in der inneren Mark-Region allmählich ab, doch waren noch in geringer Entfernung vom Scheitel die äussere Markzone und die ganze Rinde reichlich mit Stärke gefüllt.

Auch die Blattstiele wiesen ungewöhnlichen Gehalt an Stärke auf; sie fand sich in den Zellen zwischen den Gefässbündeln, in der Stärkescheide selbst und in den kleinen Elementen zwischen den Wasserzellen. Endlich ergab sich, dass sowohl das Palissaden- als das Schwamm-Parenchym der Blattfläche einen auffallend dichten Gehalt an Stärke führten, besonders das letztere war sehr reich daran. Bei Anwendung der Stärkeprobe nahmen diese Flächen tief schwarzblaue Färbung an. Und zwar verhielten sich, was wohl zu beachten, die noch lebhaft grünen, jungen Blätter ebenso wie die älteren.

Dass die Stärkekörner aller oberirdischen Theile von Chloroplasten ganz oder theilweise umhüllt waren, bedarf kaum noch der Erwähnung.

Vergleicht man nun mit der besprochenen Pflanze eine solche, deren Knollenbildung im Boden normal verläuft, so sieht man von den geschilderten Stoffanhäufungen nichts. Im Rhizom ist der Unterschied zwar nicht bedeutend, wohl aber im Stamme und im Blattstiele. Hier wie dort findet sich Stärke nur in der Scheide, der normalen Bahn der Kohlenhydrate, nicht aber in den übrigen Elementen, von den kleinen Körnchen abgesehen, die in den Chloroplasten dieser Organe, wie auch sonst unter normalen Verhältnissen, auftreten. Und ebenso wenig beobachtet man die Stärkeansammlungen in der Blattfläche. Auch hier entspricht der Gehalt nur dem, welchen man im Verhältnisse zur Assimilation voraussetzen darf.

Aus unserer Untersuchung geht nach Allem hervor, dass, der gehegten Erwartung entsprechend, der normale Abfluss der Assimilate aus den Organen unserer Pflanze verhindert ist, und dass die Stoffe in Folge dieser Stauung sich besonders im Stamme ansammeln. Dieser tritt hier mit allen seinen Elementen, die überhaupt zur Speicherung fähig sind, vicarirend für die Knolle ein. Die Ursache der ganzen Störung aber ist das Licht, das die Entwickelung der Knollen hemmt und damit in den ganzen Stoffwechsel eingreift. Wir begegnen hier also denselben Verhältnissen, welche einst für die Kartoffel festgestellt wurden. Auch bei ihnen tritt der Stamm als abnormaler Behälter für Assimilate ein, ja er erhält dort unter gewissen Umständen ungewöhnliche Dicke und nimmt in anderen sogar eine Lage an, die mit der der Stolonen übereinstimmt. Derartiges gewahrt man bei unserer *Oxalis* nicht; auch weicht diese dadurch von der Kartoffel ab, dass ihre Blätter sich in Folge der Störungen im Stoffwechsel nicht kräuseln und verfärben, sondern normales Aussehen behalten. Sie bleiben, wie

schon früher angegeben, lange frisch, beträchtlich länger, als die normaler Individuen. Die Hemmung im Abfliessen der Assimilations-Producte hemmt zugleich den um diese Zeit sonst eintretenden Verfall der Elemente; die Hypertrophie hat also in dieser Hinsicht einen günstigen Einfluss. Endlich aber gehen die Zellen doch zu Grunde, selbst wenn noch reichlich Nährstoffe vorhanden sind.

Auffallend bleibt immer das Verhalten der Mutterknolle. Auch wenn die Anhäufung mit Assimilaten in ihren Tochterbildungen, den Laubsprossen, noch so dicht ist: sie nimmt keine auf, trotzdem ihre Speicher-Elemente lebendigen Inhalt führen, mit den Stoffbahnen in Verbindung stehen und aus ihnen ihren Wasserbedarf beziehen. Obwohl viel länger zu erhalten, als die Knollen der Kartoffel, sind sie doch ihrer inneren Natur nach nicht zu verwandeln und sterben endlich gleich jenen ab.

Nach den nicht wohl zu unterlassenden Angaben über den Stoffwechsel unserer abnormalen Pflanzen wenden wir uns nun zur Besprechung der Versuche.

Die langen, frei in die Luft ragenden Rhizome bieten vortreffliche Objecte zur Lösung verschiedener Fragen. Um zunächst die Bedeutung des Lichtes festzustellen, braucht man nur in einer Region mit Knospen örtlich eine verdunkelnde Umhüllung anzubringen: in kurzer Zeit erscheinen darunter die Knollen, diese sitzend oder auf ganz kurzen Trägern. So war an dem in unserer Fig. 41, Taf. III abgebildeten Organ die mit *ab* bezeichnete Strecke verdunkelt, was die Gestaltung der beiden auf der Strecke vorhandenen Knospen zu Knollen nach sich zog. Es wurde ferner der Scheitel des Rhizoms zu einer Knolle von der bekannten runden Form, trotzdem er beleuchtet war; auch in den Achseln der beiden ersten Blätter über dieser Knolle zeigten sich zarte Knollenansätze. Alle übrigen Knospen unter und auch noch theilweise über der verdunkelten Region entwickelten sich zu kurzen Rhizomen. Aus dieser Thatsache folgt, was freilich auch schon aus der blossen Entstehung der Rhizome an der beleuchteten Stamm-Basis hervorging, dass das Licht in ungleich höherem Grade hemmend auf die Bildung der Knollen, als auf die der Rhizome einwirkt.

Unsere Abbildung lehrt ferner anschaulich, wie sehr die Pflanze bestrebt ist, die Knollen am Scheitel des Rhizoms hervorzubringen. Es versteht sich von selbst, dass diese Ortsbestimmung auf inneren, im System des Organismus begründeten Ursachen beruht. Durch Verdunkelung des Scheitels und der verschiedenen Regionen eines

langen Rhizoms liesse sich zeigen, wie gross der Vorzug ist, den der Scheitel vor den seitlichen Vegetationspunkten geniesst. Dieser Versuch wurde nicht ausgeführt, doch zeigt unsere Fig. 39, Taf. III, wie bedeutend der Unterschied schon auf kurzer Strecke ist. An dem Rhizom war das Scheitelende bis *c*, sodann das mit einer Knospe versehene Stück von *b* bis *a* verdunkelt; zwischen *c* und *b* stand auf der Hinterseite des Organs eine Knospe. Von den beleuchteten Augen hatte sich in diesem Falle keines entwickelt.

Die Beschaffenheit dieser Rhizome gestattete die Ausführung eines weiteren Versuches, dessen Anstellung mit den Stolonen der Kartoffel nicht wohl möglich war. Es handelte sich um die Beantwortung der Frage, wie sich der wachsende Scheitel des Organs einem in der Längenrichtung auf ihn ausgeübten Drucke gegenüber verhalten, ob er hierauf mit Knollenbildung antworten würde. Zur Entscheidung dieser Frage wurden an 8 noch jungen Rhizomen die Scheitelenden in kurze, enge Probir-Röhren geleitet, die in geeigneter Weise an Stativen angebracht waren. Die Folge des von dem Hindernisse ausgeübten Druckes war stets, dass das Organ von seinem Scheitel an aufwärts bis zu wechselnder Entfernung, bis zu 3 cm oder auch noch mehr, anschwoll, so zwar, dass es selbst den doppelten Durchmesser des darauf folgenden dünnen Theiles erreichte, aber Knollen entstanden zunächst nicht. Da unter den angegebenen Bedingungen der hintere freie Theil des Rhizoms sich hob, so wurde er, um den Druck zu steigern, in einigen Fällen in passender Art befestigt. Nun ergab sich, dass der verhältnissmässig starre Scheitel sich umbog und in der engen Röhre rückwärts wuchs. Diese konnte dadurch so dicht angefüllt werden, dass sich das Organ ohne Verletzung nicht aus ihr herausziehen liess. In allen Fällen entstanden die Knollen aber erst dann, wenn die Rhizome eine grössere Länge erreicht hatten, und zwar nun bald in, bald ausserhalb der Röhre.

Das Resultat unserer Versuche ist sonach, dass ein auf seinen Scheitel ausgeübter Druck wohl die Verdickung des Organes herbeiführt, es aber nicht zur Knollenbildung veranlasst. Diese tritt gewöhnlich erst ein, nachdem das Rhizom eine beträchtliche, wenngleich individuell wechselnde, Länge erreicht hat.

Welche Ursachen es bewirken, dass sich das Rhizom erst nach Erreichung einer gewissen Länge an seinem Scheitel zur Knolle gestaltet, ist zur Zeit dunkel. Wie früher angegeben, bilden unter normalen Verhältnissen die Organe im Boden Körper von erheb-

licher Länge, allein daraus ist nicht der Schluss zu ziehen, dass überhaupt eine solche erreicht sein muss, bevor die Knolle angelegt wird. Leicht kann man sich davon überzeugen, dass auch an einem kurzen Rhizom eine Knolle zu entstehen vermag. Gestattet man einer mit Reserve-Stoffen gefüllten Pflanze, von der Basis des Stengels ein Rhizom in den Boden zu senden, so geht der Scheitel meist dicht unter der Erdoberfläche in Knollenbildung über, und man erlangt nun leicht die früher besprochenen stattlichen Organe. Es entstehen ferner Knollen an kurzen Rhizomen in der Luft, wenn man ihren Scheitel mit einer verdunkelnden Hülle umgiebt. Hierin liegt ein Fingerzeig zur Lösung der uns beschäftigenden Frage. In dem Rhizom sind beständig die Ursachen wirksam, welche die Knollenbildung hervorrufen. Anfangs eine Kraft von geringer Grösse darstellend, die gegenüber dem hemmenden Einflusse des Lichtes nicht aufkommt, wachsen sie mit der Verlängerung des Organes mehr und mehr, bis sie endlich eine Stärke erreicht haben, die den äusseren Factor so weit überwindet, dass der Scheitel zur Knolle wird.

In dieser Weise kann man sich die Dinge erklärlich machen, freilich mit dem Geständnisse, dass die Zunahme der dem Licht entgegenwirkenden inneren Kräfte in dem sich verlängernden Rhizom ein Räthsel ist. Warum lagert die Pflanze ihre Reserve-Stoffe nicht sämmtlich in Rhizomen ab, warum bildet sie gegen den Einfluss des Lichtes Knollen? — Darauf gestatten unsere heutigen Kenntnisse keine Antwort, doch sei an unsere früher geäusserte Ansicht erinnert, wonach die Knollen Glieder bilden, die in dem System der Theile, in der Configuration der Elemente, die im Herbste den Organismus darstellen, bestimmte Orte einnehmen und die nicht fehlen dürfen, wenn die Symmetrie des Ganzen, das innere Gleichgewicht zwischen seinen Theilen, nicht gestört werden soll. Sie sind also nicht bloss Reserve-Stoffbehälter.

Teleologisch lassen sich die Vorgänge leichter verstehen. Die Knolle ist das Organ für die vegetative Erhaltung der Art und kann nicht durch das Rhizom vertreten werden. Sie muss daher entstehen, wenn anders der Zweck der Fortpflanzung erreicht werden soll, und wird in der That auch unter den schwierigsten äusseren Verhältnissen erzeugt.

Zum Schlusse war noch die Frage experimentell zu behandeln, wie flüssiges Wasser und die Umgebung mit einem sehr trockenen Körper auf den Process der Knollenbildung einwirken. Um sie zu

beantworten, verfuhr man in folgender Weise. Erstens wurden die Scheitel einiger Rhizome in kleine Gefässe mit Wasser geleitet und mitsammt diesen dem Dunkel ausgesetzt. Zweitens führte man die Scheitel von Rhizomen in Gefässe mit sehr trockenem Sande. Dieser war zu dem Zwecke in einem Trockenofen stundenlang einer Temperatur von etwa 110° C. ausgesetzt worden. Es ist zwar wohl zu bedenken, dass diese Versuchsform nicht ganz zuverlässig war, da die Rhizome kleine Mengen von Wasser abgaben und der Sand ferner aus der Luft Wasserdampf aufnahm; aber man konnte doch durch öftere Erneuerung des trockenen Sandes dem Einflusse dieser Fehler in der Hauptsache vorbeugen.

Das Verhalten der Scheitel unter den verschiedenen Bedingungen war überraschend. Die von dem trockenen Sande umgebenen zeigten schon nach wenigen Tagen, spätestens nach einer Woche, den Anfang der Knollenbildung; die in das Wasser eingetauchten blieben bei derselben Temperatur zunächst unverändert. Erst nach etwa drei Wochen, theilweise noch später, begannen auch sie anzuschwellen, zu einer Zeit, in der die Scheitel der Rhizome des Parallel-Versuches sich schon zu stattlichen Knöllchen entwickelt hatten. Ob die von Wasser umgebenen Objecte sich vor der Verdickung verlängert hatten, wurde nicht festgestellt; doch ist sicher, dass, wenn es geschehen, die Zunahme jedenfalls nur gering war.

Wasser in flüssiger Form übt sonach auf die Knollenbildung am Scheitel unserer Pflanze einen hemmenden Einfluss aus, der erst allmählich überwunden wird. Es hat eine ähnliche Wirkung wie das Licht, eine Thatsache, die einiges Interesse gewährt.

Ueber die Form der Knollen.

An mehreren Orten unserer Untersuchung wurde darauf hingewiesen, dass die Knollen einer Art je nach den äusseren Bedingungen, unter denen sie entstehen, verschiedene Formen annehmen. Die Bedeutung dieses Gegenstandes wird es rechtfertigen, wenn wir ihm noch eine kurze, zusammenfassende Erörterung zu Theil werden lassen.

Als erstes, lehrreiches Beispiel wählen wir die oft genannte *Oxalis crassicaulis*.

Die in der Erde unter gewöhnlichen Verhältnissen erzeugten Knollen wechseln in der Gestalt etwa ebenso, wie die einer constanten

Kartoffel-Rasse. Als normale Form kann die in Fig. 1, Taf. III dargestellte bezeichnet werden. Sie hat längliche Gestalt und verjüngt sich wenig am vorderen, stärker am hinteren Ende; vor dem Stiele rundet sie sich ab und ist von diesem meist deutlich abgesetzt; der Längendurchmesser beträgt etwa das Doppelte des Querdurchmessers. Mehr rundliche Formen findet man nur unter den kleinen Knollen. Zwar treten auch unter ihnen Gestalten auf, bei denen der Längen- den Querdurchmesser um das Doppelte und selbst noch mehr übertrifft, häufig aber verändert sich das Verhältniss mehr oder weniger zu Gunsten des letzteren (Fig. 6, Taf. III).

Der Querschnitt der normalen Form hat rundlichen Umriss. Wächst die Knolle an der Wand eines Topfes oder einer Schale, so erhält sie mehr oder weniger flache Form, erweist sich also dem Drucke gegenüber als verhältnissmässig plastische Masse.

Welchen grössten Umfang die Knollen im Freien erreichen können, wurde bisher nicht untersucht. Eine der grössten in den Topf-Kulturen beobachteten zeigt unsere Fig. 28, Taf. III. Dieser Körper war in folgender Weise erzeugt worden. An einer Pflanze, deren Knollenbildung in gewohnter Weise gehemmt war, wurde einem einzigen Rhizom, das über der Erde entstanden war, nachträglich gestattet, in den Boden einzudringen. Diesem Organ strömte nun eine ungewöhnliche Quantität plastischer Substanz zu, die die Bildung des stattlichen Knollen-Systems zur Folge hatte. Die Entstehung eines solchen ist unschwer verständlich. Aus Gründen, die uns unbekannt sind, kann die Knolle über ein gewisses Maass von Grösse hinaus nicht wachsen. Fliesst, nachdem dieses erreicht, noch weitere Nahrung zu, so wird sie in Tochterknollen abgelagert. Wir setzen dabei voraus, dass die Kräfte, die die Säfte bewegen, wesentlich in den zuleitenden Organen, im Stamme und in den Rhizomen, ihren Sitz haben, nicht in der Knolle selbst.

Eine von der normalen etwas abweichende Form nehmen die Knollen an, wenn sie sich in der Luft und unter heller Beleuchtung entwickeln. Unter diesen Bedingungen erreichen sie niemals den Umfang normaler Organe; die grössten überhaupt beobachteten geben unsere Fig. 12 u. 32 auf Taf. III. Die Verschiedenheit in der Gestalt dieser Bildungen besteht immer darin, dass sie rundlich, nicht selten kugelrund werden (Fig. 14, Taf. III); in einzelnen Fällen erhalten sie zwar etwas verlängerte Gestalt, dann aber ist das hintere Ende mehr abgestutzt als an der normalen Form. —

Entstehen die Knollen in der Luft, aber im Schatten, dann wird die rundliche Form weniger genau eingehalten. Nicht selten kommt es vor, dass die runden Knollen in der Scheitel-Region Risse erfahren, sich geradezu spalten, eine Erscheinung, die man besonders an den stark beleuchteten Objecten wahrnimmt. Man vergleiche Fig. 25 auf Taf. III, die eine Knolle an aufrechtem Träger wiedergiebt.

Bemerkt sei noch, dass Rhizom-Enden, deren Scheitel man in stark ausgetrockneten Sand leitete, auch Knollen von fast runder Gestalt bildeten.

Wieder eine andere Form nimmt die Knolle an, wenn sie sich an einem abgeschnittenen, mit Reserve-Stoffen gefüllten, in feuchter Luft kultivirten Rhizom bildet. Sie geht auch an diesem gewöhnlich aus dem Scheitel des Organes hervor; es macht sich aber die Dickenzunahme gegenüber dem Längenwachsthume noch mehr geltend, als in dem zuletzt beschriebenen Falle. Das nun entstehende Gebilde ist vorn und hinten wie abgeplattet und hat käseartige Gestalt (Fig. 20 u. 24, Taf. III). Ausdrücklich sei hinzugefügt, dass die Form dieselbe bleibt, gleichviel ob man die Objecte im diffusen Tageslichte oder im Dunkeln kultivirt.

Eine kleine Abweichung kann diese Form erfahren, wenn man, nachdem die Anschwellung begonnen, den Vegetationspunkt mit den ihn zunächst umgebenden Blättern entfernt. Dann bilden sich auch noch die käseartigen Gestalten (Fig. 31, Taf. III); daneben aber entstehen auch Gebilde von abweichender Form, z. B. solche, die im Längenschnitte nierenförmigen Umriss haben (Fig. 30, Taf. III).

Ueberblickt man alles eben Gesagte und erinnert sich ferner der beiden früher schon beschriebenen Formen, der Blattknollen und der Gebilde, die aus den Scheitelenden von Rhizomen hervorgingen, welche ihrer Knospen beraubt waren, so folgt, dass die Knolle unserer Pflanze sich in auffallend verschiedener Weise gestalten kann. Und zwar beruhen die Unterschiede hauptsächlich auf dem wechselnden Verhältnisse zwischen dem Längen- und Dickenwachsthume des Organes. Entsteht die Knolle unter normalen Bedingungen im Boden an einem Rhizom, das im Zusammenhange mit der Mutterachse steht, so überwiegt das Längenwachsthum. Bildet sich das Organ in der Luft und unter starker Beleuchtung, aber auch an einem Rhizom, das seinen Ort im

Systeme einnimmt, so ist das Längenwachsthum geringer, das Dickenwachsthum relativ grösser, als an der normalen Knolle. Geht das Gebilde endlich aus dem Scheitel eines abgeschnittenen Rhizoms hervor, dann überwiegt das Dickenwachsthum bedeutend.

Unter den äusseren Bedingungen, die die Entwickelung der Knollen beeinflussen, steht das Licht obenan, und zwar macht sich, wie deutlich sichtbar, seine hemmende Wirkung hauptsächlich dem Längenwachsthume des Organs gegenüber geltend. — Von besonderem Interesse aber ist die Thatsache, dass die Gestaltung der Knolle theilweise davon abhängt, ob das erzeugende Rhizom mit dem Stengel verbunden ist oder nicht. Die Grösse der Componente des Wachsthums, die in die Längenrichtung des Organes fällt, und die kurz als die Längen-Componente bezeichnet werden mag, wird also wesentlich durch den Zusammenhang der Glieder bestimmt. Man könnte nun zunächst daran denken, dass es sich hier bloss um die Menge der zufliessenden Nahrung handle; allein es leuchtet ohne Weiteres ein, dass damit die Sache nicht erschöpft ist, da ja bei verschiedener Grösse dieselbe Form, dasselbe Verhältniss unter den Theilen hergestellt werden kann. Auch beobachtet man unter den normal erzeugten Knollen wohl kleine rundliche, nicht aber die käseförmigen Gestalten. Der Zusammenhang des Rhizoms mit dem Stamme hat also noch eine andere innere Bedeutung, als die, welche sich bloss im Strome der Nahrung geltend macht. Worin sie besteht, können wir zur Zeit nicht angeben. Es herrscht hier dasselbe Dunkel, das fast alle correlativen Vorgänge umgiebt.

Gedenken wir hier noch einmal der Formänderungen, die an den Gliedern der Knollenstockwerke der *Dahlia* auftreten. Erreicht die Entfernung der Ansatzstelle der Knolle von der Stamm-Basis eine gewisse Grösse, so verändert sich die Gestalt des Organs; die lange Form geht in die rundliche, ja sogar abgeflacht ellipsoidische über. Auch hier ist der Ort des Gebildes im System für seine Gestaltung entscheidend. Eine Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache lässt sich nicht geben; wir müssen uns mit der blossen Feststellung begnügen. Die Verhältnisse selbst aber erscheinen um so auffallender, wenn man bedenkt, dass die Glieder höherer Ordnung hier nicht, wie bei den entsprechenden meist kurzen Gebilden im Spross- und Wurzel-System, abseits von der grossen Strombahn der Nährstoffe liegen, sondern sämtlich in diese eingeschaltet sind.

Aus den vorgeführten Thatsachen erhellt besonders deutlich, dass die Form eines Organs von sehr verschiedenen Bedingungen abhängt, und dass der Stoff nur eine davon darstellt.

Rufen wir uns endlich noch die in den früheren Arbeiten beschriebene Gestalt der unter dem Einflusse des Lichtes entstandenen Kartoffelknollen ins Gedächtniss. Unter Verweisung auf jene Angaben wiederholen wir nur kurz Folgendes. Die beleuchteten Knollen bleiben kleiner, meistens sogar beträchtlich kleiner als normale, im Dunkeln erzeugte. An diesen rundet sich der Scheitel in der Regel früh ab, ihre Blätter sind nichts als kleine Schuppen. Jene dagegen haben zugespitzten Scheitel, nicht selten ist er sogar in einen kleinen Laubspross verlängert; die Blätter bilden eine mehr oder weniger grosse Lamina, ja es kann die ganze Laubblattform mit der unterbrochenen Fiederung zu Stande kommen. Wichtig ist ferner, dass die im Hellen wachsenden Knollen grosse Neigung zeigen, in ihrer mittleren und unteren Region Seitenknollen zu bilden, so dass ganze Knollen-Systeme entstehen, wovon schon unsere früheren Arbeiten Abbildungen brachten. Eines der auffallendsten, die überhaupt wahrgenommen wurden, giebt Fig. 39 auf Taf. V; es fand sich an einem Stocke der *Belle de Fontenay*. Derartige Bildungen kommen im Boden niemals vor; verzweigte Knollen treten hier überhaupt selten auf. — Aehnliche Uebergangsformen von der Knolle zum Laubsprosse beobachtet man auch, wie wir in vorliegender Arbeit mitgetheilt haben, bei *Boussingaultia*.

In die Vorgänge bei der Entstehung dieser Gestalten einen Einblick zu thun, ist uns zur Zeit nicht gestattet, doch kann man sich die Processe unter einem physikalischen Bilde veranschaulichen.

Die Form der Knolle ist das Ergebniss des Zusammenwirkens innerer und äusserer Ursachen. Von jenen kommt zunächst in Betracht das Bestreben, die in abnormer Menge im Stengel angesammelten Reserve-Stoffe abzulagern, sodann wahrscheinlich das schon mehrfach erwähnte Symmetrie-Verhältniss, wonach die Knolle ein Glied im System der Theile des Organismus bildet, das nicht fehlen darf. Wir vereinigen diese verschiedenen, wahrscheinlich selbst wieder zusammengesetzten Ursachen und sprechen fortan nur von einer inneren Ursache. Unter den äusseren Bedingungen steht obenan das Licht; daneben machen sich geltend, jedoch in geringerem Grade, der Wasserdampfgehalt der Luft und die Schwere. Der Einfachheit halber sehen wir von den beiden letzteren ab und

fassen nur den Einfluss des Lichtes ins Auge. Die Ursachen selbst bilden für uns Kräfte im physikalischen Sinne.

Die innere Kraft wirkt also fördernd auf die Knollenbildung, damit zugleich hemmend auf die Laubsprosserzeugung; ob man aber berechtigt ist, sie darnach in zwei Componenten zu zerlegen, mag dahingestellt bleiben. Der Einfluss des Lichtes dagegen ist als aus zwei Componenten zusammengesetzt aufzufassen, wovon die eine hemmend auf die Knollen, die andere fördernd auf die Laubsprossbildung einwirkt.

Die innere Kraft, der Drang nach Knollenbildung, ist nun so stark, dass der Einfluss des Lichtes überwunden wird, und Bildungen entstehen, die wesentliche Eigenschaften der Knollen aufweisen. Wie die Beobachtung lehrt, ist aber das Verhältniss zwischen den beiden Kräften nicht constant. In der jungen Knolle wirkt die innere Kraft am stärksten; mit zunehmendem Umfange des Organs nimmt sie allmählich ab, bis ihr auf einer bestimmten Entwickelungshöhe die äussere Kraft das Gleichgewicht hält und das Dickenwachsthum der Knolle still steht. Die bis zu diesem Zeitpunkte erreichte Grösse ist, wie erwähnt, nicht unbeträchtlich geringer, als die eines mittleren, im Boden erzeugten Organes.

Verwickelt sind die Verhältnisse am Scheitel der Knolle. Hier wirkt die innere Kraft auf Abrundung und auf die Bildung von Blattschuppen, die eine Componente der äusseren dagegen auf Zuspitzung und die Erzeugung von Laubblättern. Aus der Form der Knollen geht hervor, dass die Wirkung der äusseren Kraft gewöhnlich stärker ist, als die der inneren. Der Umstand, dass die Laubsprossnatur des Scheitels auch bei gleich starkem Einflusse des Lichtes in wechselndem Grade ausgebildet wird, deutet klar darauf hin, dass die Grösse der inneren Kraft in den verschiedenen Organen nicht constant ist. Diese Ungleichheit ist ohne Weiteres verständlich, wenn man an die Summe von Componenten denkt, aus denen sich die innere Kraft höchst wahrscheinlich zusammensetzt. Man erwäge, dass allein schon die aufzuspeichernden Stärkemengen jedenfalls sehr verschieden sind.

Wir fassen sonach die endlich erreichte Gestalt und Grösse einer Uebergangsbildung von der Knolle zum Laubsprosse als den Zustand auf, in dem sich die einander entgegenwirkenden inneren und äusseren Kräfte das Gleichgewicht halten. Dass diese Auffassung berechtigt ist, geht aus unseren früher besprochenen Versuchen hervor. Hebt man die Wirkung des Lichtes auf das Organ durch

eine verdunkelnde Hülle theilweise oder gänzlich auf, so macht sich die innere Kraft allein geltend, und es entsteht eine Knolle von mehr oder minder normaler Gestalt.

Alles bisher Gesagte betraf die einzelne Knolle; es ist nun noch ein Blick auf die Verzweigung zu werfen. Wir fanden, dass häufig Seitenknollen gebildet werden, und dass ihr Ort gewöhnlich der untere und mittlere Theil des Mutter-Organes ist, selten sein Scheitel. Auch diese Thatsache ist nach unserer Vorstellung wohl verständlich. Am Scheitel wirken die, gegen die Knollenbildung gerichteten, beiden Componenten des Lichtes stärker, als in der basalen und mittleren Region, daher die Seitenglieder an diesen Orten entstehen. Sie treten gewissermassen als Eruptionen auf, wenn das mütterliche Organ an der Grenze seines Umfanges anlangt und der Drang nach Ablagerung von Reserve-Stoffen unvermindert ist. Erhält sich dieser auch dann noch, wenn auch das junge Organ seinem grössten Umfange nahe ist, so wiederholt sich das Spiel an ihm selbst, und es entstehen die früher beschriebenen eigenthümlichen Verzweigungs-Systeme von Knollen.

In der erörterten Weise kann man sich die Entstehung der abnormalen Knollengestalten durch ein physikalisches Bild verständlich machen.

III.

Verschiedenes.

Knollen an Blättern.

Schon in unserer ersten Arbeit haben wir Beobachtungen über das Verhalten der Blätter von Knollengewächsen mitgetheilt, die von der Pflanze getrennt und als Stecklinge behandelt wurden. Es schien nicht überflüssig zu sein, die Versuche auf eine grössere Reihe von Arten auszudehnen.

Ein Beispiel von besonderem Interesse, das Blatt der *Boussingaultia*, ist schon im ersten Abschnitte der vorliegenden Arbeit erörtert worden. Ihm schliessen wir im Nachfolgenden die Beschreibung einiger weiterer Formen an, um zu zeigen, wie verschieden die einzelnen Arten hinsichtlich der Regeneration durch Blätter sind. Wann die Gärtner angefangen haben, knollenführende Gewächse, besonders Gesneraceen, aus Blättern zu vermehren,

wurde nicht verfolgt. Die Thatsache selbst ist bekannt, und wir dürfen uns daher mit der blossen Hinweisung begnügen. Das Wichtigste darüber findet man in den Schriften über Pflanzenvermehrung von Neumann[1]) und Sckell[2]). Doch entsprechen die Beschreibungen und Abbildungen den in Beziehung auf Genauigkeit zu stellenden Anforderungen nicht immer.

Die sämtlichen von uns untersuchten Fälle lassen sich in zwei Gruppen sondern. In der ersten stellen die Knollen, morphologisch betrachtet, Wurzeln dar, in der zweiten Anschwellungen des Blattstieles.

1. Gruppe.

Ein lehrreiches Beispiel dieser Gruppe bietet die Cucurbitacee *Thladiantha dubia.* Diese Art erzeugt bekanntlich Knollen als örtliche Anschwellungen der im Boden weit hinkriechenden Wurzeln. An den Knollen selbst entstehen Adventiv-Knospen. Es lässt sich erwarten, dass, wenn die von der Pflanze getrennten Blätter überhaupt Wurzeln bilden, sie auch Knollen entwickeln werden. Dies trifft in der That zu. Verwendet man die Blätter als Stecklinge und behandelt sie mit der nöthigen Sorgfalt, so gehen aus der Basis des Stieles Wurzeln hervor, die bedeutend in die Länge wachsen. An ihnen entstehen durch locales Dickenwachsthum Knollen, die, sobald sie eine gewisse Grösse erlangt haben, Adventiv-Knospen erzeugen (Fig. 5, Taf. III). Das Blatt kann demnach als vollkommenes Vermehrungs-Organ dienen.

Anders verhält sich, wie früher ausgeführt, *Boussingaultia baselloides.* Ihr vom Stocke getrenntes Blatt bildet eine Wurzelknolle, die aber ein abnormales Organ ist. Dieses vermag, soweit unsere Erfahrungen reichen, keine Adventiv-Knospen hervorzubringen, kann also auch nicht zur Fortpflanzung benutzt werden

Auffallend ist, dass die Blätter der *Dahlia variabilis* sich nicht zu Stecklingen verwenden lassen. Ueber 20 Blätter verschiedener Grösse und verschiedenen Alters wurden abgeschnitten, in Schalen, die mit sandiger Erde gefüllt waren, gesteckt und nach den üblichen Regeln gepflegt. An keinem entstand eine Wurzel und

1) M. Neumann, Die Kunst der Pflanzenvermehrung durch Stecklinge, Steck-, Absenker etc., 3. Aufl., Weimar 1870, p. 35 ff.

2) J. Sckell, Anleitung zur Vermehrung der Pflanzen durch Stecklinge, Verg, Theilung u. s. w., 2. Aufl., Leipzig 1867, p. 23 ff.

alle gingen endlich, nachdem sie sich lange frisch erhalten, aber keinerlei Producte erzeugt hatten, zu Grunde.

Wohl aber bilden sich, wie Briehm[1]) fand, an der Basis der Blätter der Runkelrübe unter geeigneten Bedingungen Adventiv-Wurzeln und -Knospen. Eine der anfangs zarten Wurzeln wächst kräftig in die Dicke und gestaltet sich zu einer Rübe von normaler fleischiger Beschaffenheit und der der Rasse eigenthümlichen Form.

2. Gruppe.

Gloxinia speciosa sei als erstes Beispiel der zweiten Gruppe gewählt. Wie bekannt, werden die zahlreichen Rassen dieser Art durch Blattstecklinge vermehrt.

Aus dem von der Erde umgebenen unteren Theile des Blattstieles gehen Wurzeln hervor, ferner entwickelt sich an der basalen Schnittfläche ein Callus, der nach und nach beträchtlichen Umfang erreicht und sich zu einer Knolle gestaltet, welche ebenfalls Wurzeln bildet (Fig. 15, Taf. III). Sie bringt weiter Adventiv-Knospen hervor, *aa* in unserer Figur, der für die künstliche Vermehrung entscheidende Umstand. Bemerkenswerth ist das Verhalten der Blattfläche. Anfangs annähernd flach oder wenig gewölbt, wächst ihre Oberseite nach und nach immer mehr, bis endlich die in der Figur wiedergegebene Gestalt erreicht ist. Dabei wird seine Textur ausserordentlich kräftig und fest und, wohl in Folge dessen, von abnormal langer Lebensdauer.

Begonia discolor wurde schon in unserer ersten Arbeit behandelt[2]) und wir erinnern daher lediglich an das dort Gesagte. An der Basis der Blattstiele entstehen zuerst Wurzeln und dann darüber Adventiv-Knospen, deren untere Glieder zu kleinen Knöllchen anschwellen.

Helianthus tuberosus. Diese Art lässt ihre Blätter ebenfalls zu Stecklingen verwenden, und ist in ihrem Verhalten dem der Gloxinien ähnlich, mit Ausnahme eines wichtigen Punktes. Setzt man die harten, widerstandsfähigen Blätter in gewohnter Weise in den Boden, so erzeugen sie nach längerer Zeit an der Basis Wurzeln und an der Schnittfläche einen wulstigen Callus, der allmählich

---

1) H. Briehm, Adventivbildungen bei der Zuckerrübe. Oesterr.-Ungar. Zeitschrift f. Zuckerindustrie und Landwirthschaft, VI. Heft, 1893. Sonderabdruck.

2) l. c., p. 54.

an Umfang zunimmt (Fig. 37, Taf. III). Aus ihm geht später, jedoch nicht in allen Fällen, an einer Seite eine neue, besondere Sprossung hervor, die die Form einer Knolle annimmt (Fig. 27, Taf. III). An dieser kann nun, allerdings ausnahmsweise, eine Adventiv-Knospe entstehen (Fig. 19, Taf. III). Bei unseren ersten, im Sommer 1893 ausgeführten, Versuchen wurde ein solcher Fall nicht beobachtet, wohl aber fand sich ein Beispiel unter 20 Objecten, mit denen im Sommer 1894 experimentirt wurde, dem sich im folgenden Sommer noch ein weiteres anreihte, indessen die hierzu gehörenden 11 Blätter wohl die Wülste, aber keine Knospen hervorbrachten. In allen Fällen starben die Blätter im Herbste ab, die knospenlosen Knollen dagegen blieben in der nicht ganz trocken gehaltenen Erde über den Winter frisch und gingen erst im Frühjahre zu Grunde. Besonders sei noch hervorgehoben, dass die Versuche im Frühling eingeleitet wurden, sobald die ersten Blätter die erforderliche Festigkeit erlangt hatten. Die Assimilations-Periode war demnach so lang wie möglich.

Diese Thatsachen sind sehr lehrreich. Sie zeigen, dass in den Blattknollen die Fähigkeit, Knospen zu erzeugen, vorhanden ist, dass sie aber in der Mehrzahl der Fälle nicht zur Aeusserung gelangt. Dieser stehen offenbar hemmende Bedingungen gegenüber, die nur in einer geringen Zahl von Fällen überwunden werden.

Sedum maximum ist in seiner Wachsthumsweise der *Dahlia* ähnlich. Es bildet bekanntlich fleischige Wurzelknollen, die an der Basis des Stengels entspringen und sich unten allmählich in einen langen, fadenförmigen Theil verjüngen. Die Knollen erzeugen keine Augen, sondern stehen in Zusammenhang mit Knospen des Stengels, dessen unteres Ende im Winter nicht abstirbt.

Werden die fleischigen, grossen Blätter der unteren oder mittleren Stengel-Region als Stecklinge behandelt, so bewurzeln sie sich leicht. Eine oder auch mehrere der anfänglich zarten Wurzeln gestalten sich nach und nach zu Knollen; hier und da entsteht auch an der Blatt-Basis ein rundlich knollenförmiges Gebilde (Fig. 35, Taf. III), niemals aber wurde die Entstehung von Adventiv-Sprossen beobachtet. In zwei Sommern kultivirte man eine grosse Anzahl solcher Blätter, aber der Erfolg war immer derselbe. Im Herbste gingen die Blätter regelmässig zu Grunde, die Knollen jedoch blieben frisch und konnten im folgenden Jahre weiter gepflegt werden. Aber auch dann erzeugten sie keine Knospen.

Oxalis crassicaulis. Auch mit den Blättern dieser Art wurden Versuche angestellt, die verschiedene Fragen beantworten sollten. Das Blatt hat, wie früher angegeben, einen basalen, mit den Nebenblättern verwachsenen, Theil, darauf folgend das Gelenk und hieran den langen Stieltheil, der die drei Fiederblätter trägt. Die zu beantwortenden Fragen waren nun folgende. Erstens: bringt das Blatt überhaupt eine Knolle hervor; zweitens: ist es für das Verhalten des Stecklings einerlei, wenn der die Basis bestimmende Schnitt an der Ansatzstelle des Blattes oder unter dem Gelenke geführt wird; drittens: behalten die Fiederblättchen ihre Beweglichkeit oder werden sie starr?

Es ergab sich, dass die Blätter an der basalen Schnittfläche, gleichviel wohin sie verlegt worden war, callöse Anschwellungen von dunkler Farbe erzeugten, aus denen die Wurzeln hervorgingen. Den grössten beobachteten Umfang dieser Wülste zeigt unsere Fig. 18 auf Taf. III. Von eigentlichen Knollen kann, wie man sieht, nicht die Rede sein. Die Bewegungen der Blättchen veränderten sich nicht; sie wurden ausgeführt bis in den Herbst, so lange die Organe ihre Frische bewahrten. Endlich starben die Objecte samt ihren Producten ab.

Apios tuberosa. Dieselben Fragen, die uns bei der *Oxalis* beschäftigten, wurden auch für die genannte Papilionacee zu beantworten gesucht. Der Erfolg war fast genau derselbe. Auch hier entstanden nur Callus-Wülste, mochte der Stiel über oder unter dem Gelenke abgeschnitten worden sein; die Wurzeln entsprangen theils aus, theils über dem Callus (Fig. 7 u. 9, Taf. IV). Wenn vorhanden, so bewahrte das Gelenk seine Frische. Die Bewegungen der Fiedern liessen auch hier keine Aenderungen erkennen.

Raphanus sativus v. *radicula.* Die Knollenbildung an den Blättern dieser Pflanze wies eine sonst nicht beobachtete Eigenthümlichkeit auf. Die grossen, weichen und daher vorsichtig zu behandelnden Laubblätter erzeugen an und über der Schnittfläche am Stiele Wurzeln, schwellen dann in dessen unterem Theile an und bilden endlich stattliche Knollen. Diese sprengen bei ihrer Entwickelung das peripherische parenchymatische Gewebe, dessen Reste man noch lange Zeit gewahrt. Es wiederholt sich hier also mutatis mutandis ein Vorgang, der bei der normalen Knollenbildung am hypokotylen Stengeltheile stattfindet. Von der Mehrzahl der Blätter wurde nur eine Knolle gebildet, einzelne dagegen

erzeugten deren zwei, eine auffallende Erscheinung. In unserer Fig. 36 auf Taf. III ist ein Beispiel dieser Art abgebildet, in dem eine grössere und eine kleinere Knolle vorhanden sind; links von der kleinen sieht man oben und unten noch Reste des gesprengten Gewebemantels; auf der rechten Seite der grossen ist, offenbar erst nach der Anlegung der Knolle, eine Wurzel entstanden.

Die histologischen Vorgänge bei der Bildung dieser Knolle konnten bisher nicht festgestellt werden, doch lassen sie sich mit hoher Wahrscheinlichkeit aus der fertigen Form erschliessen. In jede Knolle verlief ein Gefässstrang, deren im Blattstiele, von den Anastomosen abgesehen, fünf vorhanden sind, ein grösserer mittlerer, je ein etwas schwächerer rechts und links davon und ausserhalb dieser je ein noch kleinerer. In die grosse Knolle mündete das mittlere, in die kleine das linke innere seitliche Gefässbündel. Die Bildung der Knolle war nun offenbar vom Cambium der Stränge ausgegangen; der halbmondförmig gestaltete Streifen hatte sich um die Gefässgruppe zu einem Cambium-Ringe geformt und damit das Meristem der Knolle hergestellt. Das Parenchym zwischen den Knollenanlagen war früh zu Grunde gegangen und diese waren dadurch von einander getrennt worden.

Auch mit den Kotyledonen des Radies wurde experimentirt und zwar diente zum Versuche eine neue, von Vilmorin eingeführte, Rasse mit sehr grossen Keimblättern. Hier entstand an der Basis ausser den Wurzeln ein Callus, der sich allmählich zu einer länglichen Knolle mit unregelmässigem Umrisse formte (Fig. 16, Taf. III).

Weder an den Knollen der Laubblätter noch an denen der Kotyledonen wurden Adventiv-Knospen wahrgenommen.

Zum Schlusse sei noch erinnert an das Verhalten der Kartoffelblätter, das schon in unserer ersten Arbeit beschrieben wurde[1]). Sie erzeugen bald einen kräftigen, wulstig knollenförmigen, bald nur einen kleinen Callus, im letzteren Falle aber ein sehr reiches Wurzel-System. Auch sie bringen, soweit beobachtet, keine Adventiv-Knospen hervor.

Fassen wir nunmehr unsere über Blattstecklinge gewonnenen Erfahrungen kurz zusammen.

1) l. c., p. 32.

Es wurden zwei Gruppen unterschieden. In der ersten sind die Knollen metamorphe Wurzeln. Bei *Thladiantha dubia* entstehen an den, aus der Blatt-Basis hervorgehenden, Wurzeln durch locale Anschwellung Knollen mit Adventiv-Knospen, wie an den Wurzeln der normalen Pflanze. Bei *Boussingaultia baselloides* erzeugt das Blatt ebenfalls Wurzelknollen, die aber keine Knospen hervorbringen können und abnormale Gebilde darstellen.

Die zweite Gruppe umfasst alle Fälle, in denen die Knollen aus Gewebewucherungen der Basis des Blattstieles hervorgehen. Den Ausgangspunkt dieser Reihe bilden Formen, bei denen die Blätter an ihrer Basis Knollen erzeugen, die endlich die Gestalt normaler Stengelknollen annehmen und adventive Wurzeln und Knospen bilden. Hierher gehört von den untersuchten Arten *Gloxinia speciosa*. An sie schliesst sich *Helianthus tuberosus*, der nur ausnahmsweise an den Blattknollen Knospen entwickelt, und an diesen die verschiedenen Arten und Rassen mit zum Theil wohl ausgebildeten Blattknollen, die zwar Wurzeln bilden, aber Knospen zu erzeugen dem Anscheine nach nicht fähig sind. Wir sagen dem Anscheine nach, denn es wäre ja recht wohl möglich, dass, wenn man die Versuche mit grossen Zahlen ausführte, an den Knollen vereinzelt Knospen aufträten.

Knollen an Ranken.

Um zu sehen, wie weit die Reproductions-Fähigkeit an metamorphen Organen gehe, wurde ein Versuch mit Ranken angestellt. Da Blätter der *Thladiantha dubia*, wie wir fanden, unschwer zur Bildung von Wurzeln und Knollen zu veranlassen sind, da ferner die Ranken dieser Art in der Jugend lebhaft grüne Farbe aufweisen, so schien es im Bereiche des Möglichen zu liegen, dass auch diese Organe trotz ihrer specifischen Ausbildung für einen besonderen Zweck zur Wurzel- und damit vielleicht auch zur Knollenerzeugung zu veranlassen seien. Das Experiment wurde ausgeführt und lieferte ein Ergebniss, das der Erwartung zwar nicht ganz, aber doch theilweise entsprach. Die Ranken brachten keine Wurzeln hervor[1]), wohl aber entstanden aus den basalen

1) Dies geschieht jedoch, was schon hier bemerkt werden mag, von den Ranken der Weinrebe, wenn man sie als Stecklinge verwendet. Das Nähere darüber an anderem Orte.

Schnittflächen callöse Wülste, die die weisse Farbe der Knollen hatten und schliesslich zu kleinen, knollenartigen Gebilden wurden (Fig. 31 u. 38, Taf. V). Ein grösseres unter diesen wies die in Fig. 32, Taf. V in zweifacher Vergrösserung wiedergegebene Gestalt und einen grössten Durchmesser von etwa 5 mm auf. Bei anderen traten die einzelnen Theilwülste mehr hervor, wieder bei anderen war die Form einfach rundlich; ein Organ endlich hatte vier gesonderte Knöllchen erzeugt. Die Ranken blieben bis in den Herbst gesund, starben dann aber allmählich ab. Die Knöllchen hielten sich in der, den Winter hindurch mässig feucht gehaltenen, Erde frisch, gingen aber im folgenden Frühling zu Grunde, ohne Adventiv-Knospen gebildet zu haben.

Wie die histologische Untersuchung eines kleinen derartigen Knöllchens lehrte, bestand es aus einer Parenchym-Masse, die einen centralen Gefässkörper umschloss. Dieser selbst war aus drei einzelnen Strängen zusammengesetzt, jeder mit grossen, kurzen, für die Knollen charakteristischen Gefässen versehen. Die Parenchym-Zellen führten theilweise kleine Stärkekörner und hatten Aehnlichkeit mit den Elementen, die die Hauptmasse der normalen Knollen zusammensetzen.

Das Verhalten knospenloser Knollen der *Dahlia*.

Im ersten Abschnitte dieser Arbeit wurde mitgetheilt, in welcher Weise die Züchter bei der Theilung der *Dahlia*-Stöcke vorgehen. Nach ihren Erfahrungen erzeugen die Wurzelknollen dieser Pflanze keine Knospen.

Um diese Angabe auf ihre Richtigkeit zu prüfen und das Verhalten der von ihren Stöcken getrennten Knollen überhaupt zu beobachten, wurden zwei Reihen von Versuchen angestellt. Man nahm der Pflanze die Organe im Frühling und versah sie oben und unten mit glatten Schnittflächen; der untere Schnitt wurde in solcher Höhe geführt, dass er den fleischigen Körper traf und die ganze dünne Verlängerung der Knolle mit ihren Seitenwurzeln entfernte. In der ersten Reihe von Experimenten setzte man die derartig behandelten Organe so tief in entsprechend grosse Töpfe, dass sie von einer mehrere Centimeter hohen Erdschicht bedeckt waren; in der zweiten wurden sie nur bis zu ungefähr halber Höhe in die Erde gesenkt. In jener waren sie stets ihrer ganzen Länge nach

völliger Dunkelheit, in dieser dagegen mit ihrer oberen Hälfte der Wirkung des Lichtes ausgesetzt. Die Töpfe wurden an einem Orte aufgestellt, an dem die Beleuchtung immer diffus war. Die Stellung der Organe entsprach der natürlichen, sie war stets aufrecht. Im Sommer hielt man die Erde mässig feucht, im Winter nicht ganz trocken. Im Ganzen betrug die Zahl der Objecte, die in den Jahren 1895 und 1896 der angegebenen Behandlung ausgesetzt wurden, 24.

Der Grund, weshalb man die Hälfte der Objecte in ihrem oberen Theile dem Einflusse des Lichtes aussetzte, ergab sich aus der Annahme, dass das äussere Agens erstens die Bildung von Adventiv-Knospen befördern, dass es zweitens vielleicht allgemein belebend auf die Elemente der Körper einwirken könnte. Diese Annahme war gestattet, da die jahrelang unter der Wirkung des oft intensiven Tageslichtes lebenden Knollen der Objecte unserer früheren Versuche zwar im Dickenwachsthum gehemmt wurden, aber sonst keinen sichtbaren Schaden erfuhren.

Das Verhalten der einzelnen Knollen war verschieden. Einige, offenbar schon ältere, liessen äusserlich keine Veränderung erkennen, mochten sie sich im Dunkeln oder theilweise im Hellen befinden. Sie hielten sich etwa zwei Jahre frisch, dann starben sie allmählich ab und wurden endlich morsch. Abweichend von diesen zeigten die meisten Knollen, besonders die jüngeren, die eine oder andere Wachsthumserscheinung. Bald entstanden bloss Adventiv-Wurzeln, bald ausserdem auch wulstige Anschwellungen oder örtliche Auswüchse, bald bloss solche. Wurden Wurzeln gebildet, so gingen diese stets aus dem basalen Ende hervor, erreichten wiederholt beträchtliche Länge und bildeten zahlreiche Seitenwurzeln. Die Anschwellungen fanden sich hauptsächlich am unteren Ende, vereinzelt jedoch auch am oberen; sie konnten einen im Verhältniss zum Mutterkörper starken Umfang erlangen; die Auswüchse traten an der Basis, am Scheitel und ausnahmsweise auch einmal an der Seite des Körpers auf und dehnten sich bis zur Grösse einer Haselnuss aus. Ein bestimmter Einfluss des Lichtes wurde nicht beobachtet; die beiden Bildungen traten an den beleuchteten und an den nicht beleuchteten Enden auf. Es schien, als befördere die Dunkelheit das Wachsthum der basalen Anschwellungen, doch konnten beweisende Messungen oder Wägungen nicht vorgenommen werden. Adventiv-Knospen entstanden in keinem Falle. Ob man bei Ausführung des Versuches mit einer

grossen Anzahl von Knollen das Auftreten von Knospen als Ausnahme beobachten würde, muss dahingestellt bleiben.

Diese jüngeren Knollen mit Wurzeln, Anschwellungen oder Auswüchsen erreichten meistens ein Alter von drei Jahren, ja unter den Objecten, mit denen der Versuch im Frühjahre 1896 begonnen wurde, finden sich jetzt, im Frühjahre 1899, noch solche, die, wenigstens theilweise, frisch sind und sich bestimmt bis in den nächsten Sommer werden erhalten lassen. Beim Absterben ist beachtenswerth, dass es an den Knollen, die bloss an der Basis angeschwollen waren, am Scheitel beginnt und nach unten fortschreitet, bis zuletzt nur noch der verdickte Körper lebendig ist.

Eigenthümlich war das Verhalten des im ersten Abschnitte (S. 28) beschriebenen Objectes, an welchem drei Knollenstockwerke über der Erde standen und das sich dann aus Mangel an Knospen nicht weiter entwickeln konnte. An ihm starb im Sommer und Herbste 1898 die älteste obere Knolle ab, die unteren jüngeren sind dagegen heute nicht nur noch lebendig, sondern fest und saftig. Der auffallend rasche Verfall des oberen Gliedes beruhte offenbar auf besonderem Grunde. Die Pflanze, dicht gefüllt mit Reserve-Stoffen, hatte im Frühjahre 1898 im Boden reichlich zarte Saugwurzeln gebildet. Durch deren Thätigkeit wurde so viel Wasser in die Organe gepresst, dass darin, weil das ableitende Spross-System fehlte, ein abnormal hoher Druck entstand. Den dadurch verursachten Störungen im Stoffwechsel vermochte die alte Knolle nicht zu widerstehen; sie ging rasch in Fäulniss über. Die jungen Organe hingegen, aus noch kräftigen Elementen zusammengesetzt, erhielten sich frisch und werden dies sehr wahrscheinlich noch länger thun.

Unsere Erfahrungen über die vom Stengel getrennten Knollen lehren also, dass diese wohl im Stande sind, Wurzeln, d. h. morphotisch ihres Gleichen, nicht aber Knospen zu erzeugen. Dadurch unterscheiden sie sich von den meisten anderen Wurzeln, die zuerst, und zwar meistens reichlich, Knospen und darnach Wurzeln bilden. Wir erinnern hier nur an die der Pappel, der Ulme u. a. Unsere Wurzelknollen erzeugen ferner an den Enden Anschwellungen und Auswüchse, Bildungen, die man ohne Bedenken auf Kräfte zurückführen kann, welche in polarem Sinne wirken und wohl in allen Organen thätig sind.

Hier sei noch einmal angeführt, dass auch die Wurzel- und Internodial-Knollen der *Boussingaultia* ein Jahr selbstständig zu leben vermochten. Welche Altersgrenze sie aber mit Hilfe der in

ihnen aufgespeicherten Reserve-Stoffe erreichen können, wurde nicht festgestellt.

Im Ganzen betrachtet, gewährt das Verhalten der aus dem Organ-System der Lebenseinheit getrennten Wurzelknollen ein eigenthümliches Interesse. Sie stellen Theile des Körpers dar, die zum Zwecke der Ablagerung von Nährstoffen specifischen Bau erhalten haben. Die Möglichkeit der Productions-Arbeit ist ihnen versagt, und doch sind sie auf Grund der in ihnen vorhandenen Reserve-Stoffe im Stande, ein mehrjähriges Dasein zu fristen, das obendrein in Perioden der Thätigkeit und Ruhe zerfällt: zu den schon vorhandenen ein neuer klarer Beweis für die relativ grosse Selbstständigkeit der Zelle des Pflanzenkörpers.

Umgehung der Ruhe-Periode.

Jeder mit dem Leben der perennirenden Knollengewächse Vertraute weiss, wie schwer es ist, die Ruhe-Periode der Organe zu unterbrechen. Auf die Ursachen dieser Erscheinung einzugehen, ist hier nicht der Ort. Was darüber bekannt ist, findet man in den Werken von Pfeffer[1]) und Sachs[2]) und in den dort angegebenen besonderen Arbeiten. Hier soll bloss auf zwei Ausnahmen von der allgemeinen Regel über das Verhalten der genannten Pflanzen hingewiesen werden.

Da der Versuch, die Knollen solcher Arten, wie der Kartoffel, während der Ruhe-Periode zum Keimen zu veranlassen, mit besonderen Schwierigkeiten kämpft, so bemühten wir uns, die Pflanze durch Stecklinge zu erhalten. Es geschah aber immer vergebens; diese Objecte bildeten an ihren Basen kleine oder auch grössere Knollen und gingen dann zu Grunde. Dieselbe Erfahrung machten wir, wie früher angegeben, mit den Stecklingen der *Oxalis crassicaulis*. Besseren Erfolg aber hatten die Versuche mit Rhizom-Stücken dieser Pflanze, die in der Uebergangs-Periode unter Zimmer-Temperatur kultivirt wurden. Es gelang, aus ihnen eine Spross-Generation hervorzurufen, die den ganzen Winter grünte, im

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Leipzig 1881, 2. Bd., p. 106 ff. Dies die eingehendste Darstellung. — Vergl. ferner desselben Werkes 2. Aufl., 1. Bd., Leipzig 1897, p. 437 ff. u. 599 ff.

2) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl., Leipzig 1887, p. 345 ff.

Frühling und Sommer weiter wuchs und erst im folgenden Herbste mit den übrigen [illegible] abstarb. Hier wurde also die Regel durchbrochen.

Weniger Schwierigkeiten noch, als die genannte *Oxalis*, gewährt *Boussingaultia baselloides*, jene Art, die sich für unsere wichtigsten Versuche als besonders werthvolles Object erwiesen hat. Stecklinge, die im Herbste hergestellt und bei Zimmer-Temperatur gepflegt wurden, bildeten Wurzeln und Sprosse, die während des ganzen Winters langsam wuchsen und wohl gestaltete Blätter erzeugten. Ihre Internodien blieben kurz, wurden dafür aber verhältnissmässig dick und wanden nicht, obschon die Triebe eine Länge von 25 cm erreichten. Als die Pflanzen einigen Umfang gewonnen hatten, begann die Bildung der Knollen, die sich langsam zu normalen Gebilden entwickelten.

Fast noch überraschender war, dass eine junge, erst im Spätsommer aus einem Steckling gezogene Pflanze mit einer Internodial-Knolle im Boden, als sie im Monat November ins Zimmer genommen wurde, sich ebenfalls den ganzen Winter frisch erhielt und langsam wuchs. Schwesterpflanzen von demselben Alter starben im Kalthause dagegen in gewohnter Weise bis auf die Knollen ab.

Aus diesen Versuchen geht unzweifelhaft hervor, dass in erster Linie die Temperatur darüber entscheidet, ob bei unserer Pflanze eine Ruhe-Periode eintreten soll oder nicht. Bei einer Wärme von einiger Höhe ist das Spiel der Lebensvorgänge so energisch, dass die Wachsthums-Thätigkeit nie unterbrochen wird; zwar entstehen Reserve-Stoffbehälter, aber die Periode der Ruhe, für die diese Organe eigentlich bestimmt sind, bleibt aus. Bei niedriger Temperatur dagegen erfolgt das „Einziehen" hier ebenso, wie bei anderen Arten.

So bestimmt der Einfluss der Temperatur aber auch ist, ein wichtiger Umstand darf dabei nicht ausser Acht gelassen werden. Die Wirkung niedriger Wärmegrade kann, wenn auch nur theilweise, überwunden werden durch die innere Beschaffenheit des Organismus. Um die Mitte des October noch wurden aus Laubsprossen Stecklinge angefertigt, deren Blätter man in der oberirdischen Region nicht entfernte. Zwei Schalen mit solchen Objecten erhielten unter Glocken ihren Platz in demselben Kalthause, in dem die übrigen Individuen der Art theils schon in Ruhe übergegangen [illegible] theils eben übergingen. Von den Stecklingen starben einige [illegible] Mehrzahl aber blieb erhalten. Die bleibenden bewurzelten

sich langsam, liessen ihre Blätter nicht fallen und bildeten im Frühjahre, als die Wärme stieg, aus ihren Achselknospen schlanke, windende Sprosse. Hier wurde also selbst bei niedriger Temperatur die Ruhe-Periode umgangen.

Dieser Versuch lehrt in überzeugender Weise, welche hohe Bedeutung der inneren Beschaffenheit des Körpers zukommt. Derselbe Spross, der als Theil der Mutterpflanze seine Reserve-Stoffe abgegeben haben und dann zu Grunde gegangen sein würde, bleibt, wenn zu einem selbständigen Individuum gemacht, erhalten. Durch die Trennung vom mütterlichen Stocke werden unbekannte innere Vorgänge ausgelöst, die den Einfluss der niedrigen Temperatur überwinden, den Stoffwechsel in neue Bahnen lenken und zur Bildung von Vegetations-Organen führen. Während ein Spross der Kartoffel oder der *Oxalis crassicaulis* unter denselben Bedingungen seine ganze, der Erhaltung fähige Substanz in Knollen ablagert und dann abstirbt, nehmen die Triebe der *Boussingaultia* diesen wunderbaren Aufschwung zu neuer Gestaltung.

Zur Erklärung dieser Verschiedenheiten fehlen zur Zeit noch alle Anhaltspunkte. Sehr auffallend ist der Umstand, dass manche Pflanzen, die in unserem Klima die Ruhe-Periode in der Gestalt von Knollen und Rhizomen durchleben, in den Tropen dauernd vegetiren. Den Beispielen solcher Arten, die Pfeffer anführt, fügen wir eines hinzu, das für uns in Anbetracht des eben Mitgetheilten besonderes Interesse hat. In einem Aufsatze über die Bedeutung des Kilimandscharo für den Gartenbau bemerkt Volkens[1]), dass in der von ihm bewohnten Station die Kartoffelknollen der Ruhe nicht bedürfen, sondern keimen, sobald man sie in den Boden legt. Hieraus ergiebt sich klar, dass die Temperatur nur ein wirksames Moment ist, neben dem andere, vielleicht eine ganze Summe von Bedingungen thätig sind, um die verschiedene Lebensweise herbeizuführen.

---

1) Volkens, Gartenflora, Berlin 1896, p. 2 ff. Die für das Gedeihen der Kartoffel in jenem Gebiete bezeichnende Stelle lautet wörtlich (p. 6 d. Sep.-Abdr.): „Ich begann im Juli damit, in unserem Stationsgarten die 17 Stück auszulegen, die mir allein zur Verfügung standen. Als ich ein Jahr später zur Küste zurückkehrte, liess ich ein Feld davon zurück, so gross, dass ein Paar Familien ausreichend ihre Bedürfnisse hätten bestreiten können. Und wie einfach war Ernte und Aussaat. Unser Koch hackte vor jeder Mahlzeit ein Paar Stauden heraus, nahm die grösseren Knollen für uns zum Essen, steckte die kleinen sogleich wieder ein, und so wuchs uns hinten immer zu, und mehr noch, als wir vorn vertilgen konnten."

Ueber das vorzeitige Blühen einiger Knollenpflanzen und die Unterdrückung der Knollenbildung.

An den eben behandelten anknüpfend erörtern wir noch einen verwandten Gegenstand.

Wie allgemein bekannt, gliedert sich bei den wichtigsten Kultur-Gewächsen mit Wurzelknollen der Lebenslauf des Individuums in zwei Perioden. In der ersten ist das Leben rein vegetativ. Die Pflanze baut ihren Vegetations-Körper und speichert den bedeutenden Ueberschuss des erzeugten Nähr-Materials in Reserve-Stoffbehältern auf. Die zweite Periode gehört wesentlich dem geschlechtlichen Leben an; es werden, und zwar in der Hauptsache auf Grund der in der ersten gebildeten Reserve-Stoffe, Blüthen und Früchte hervorgebracht. Die beiden Zeitabschnitte der Thätigkeit sind durch eine lange Periode der Ruhe, den Winter, getrennt.

Abweichend hiervon verhält sich der Radies. Ist seine Knolle ausgebildet, so erzeugt er nach einem Zeitraume von höchstens einigen Wochen den Blüthen- und Fruchtstand. Die vegetative und die geschlechtliche Periode sind zwar auch hier von einander getrennt, aber es fehlt die lange Ruhezeit.

Bei den zweijährigen Formen kommt es nicht selten vor, dass einzelne Individuen schon im ersten Jahre blühen. An solchen beginnt die Streckung der Achse früh und es ist, wie von vornherein zu erwarten, ihre Knollenbildung gering. Die Züchter bezeichnen diese, ihnen aus naheliegenden Gründen unwillkommene, Erscheinung als das „Aufschiessen“ der Pflanzen. Seine Verbreitung, seine Ursachen und seine Vermeidung sind wiederholt erörtert worden, für die Runkelrübe am eingehendsten von Rimpau[1]). Auf Grund der Beobachtungen anderer und vor Allem seiner eigenen Untersuchungen gelangt dieser Autor zu dem Schlusse, dass „jedwede Verlangsamung oder Unterbrechung des Wachsthums, sei es während der Keimung, oder gleich nach dem Aufgange, oder in späteren Entwickelungsstadien der Pflanze, den

1) W. Rimpau, Das Aufschiessen der Runkelrüben. Landw. Jahrb., 5. Bd., Berlin 1876, p. 31 ff. — Die Fortsetzung im 9. Bde. ders. Zeitschrift 1880, p. 191 ff. Im ersten Aufsatze die älteren Angaben von Achard, Fühling, Cohn, Breitenlohner, Sorauer u. A. — Vergl. ferner J. Behrens, Physiologische Studien über den Hopfen. Flora, 78. Bd., Marburg 1894, p. 389 ff.

Samentrieb im ersten Vegetationsjahr begünstigt." Aus der Untersuchung selbst sei noch der interessanten Thatsache erwähnt, dass Keimpflanzen, die im Frühjahre Nachtfrösten ausgesetzt waren, einen grösseren Procent-Satz von aufschiessenden Individuen lieferten, als solche, die durch Bedecken vor den Frösten geschützt worden waren.

Von sonstigen Angaben über die Ursachen des Aufschiessens gedenken wir hier nur der ohne Beweise gegebenen Bemerkung Sachs'[1]), dass auf einem stark mit Phosphorsäure gedüngten Boden die Runkelrübe häufig schon im ersten Jahre in Blüthenbildung übergehe. Um über die Richtigkeit dieser Behauptung ein Urtheil zu gewinnen, stellte Behrens[2]) vergleichende Aussaat-Versuche an, die ergaben, dass die Düngung mit Phosphorsäure den angeblichen Erfolg nicht hatte.

Was nun unsere eigene Untersuchung anlangt, so war sie nicht auf eine allgemeine Behandlung des Gegenstandes gerichtet; sie besteht vielmehr nur aus einzelnen Beobachtungen und Versuchen, die neben der Verfolgung unserer Hauptaufgaben angestellt wurden.

In dem Abschnitte über Wurzelknollen wurde schon erwähnt, dass Keimlinge des Radies, deren hypokotyle Glieder stark etiolirt sind, nur geringe Neigung zur Knollenbildung zeigen. Führt man durch Verdunkelung eine sehr starke Streckung des fraglichen Organes herbei und bringt die Objecte darnach unter normale, günstige Bedingungen, so unterbleibt die Bildung der Blatt-Rosette, die Internodien strecken sich alsbald und es wird rasch der Blüthenstand angelegt. An manchen derartigen Pflanzen lässt sich nicht einmal ein Ansatz zur Knollenbildung wahrnehmen.

Daraus folgt erstens, dass die Knolle hier nicht ein nothwendiges Glied im Entwickelungsgange des Körpers ist; zweitens, dass es zur Blüthenbildung dieser Art selbst nicht der kurzen Ruhezeit bedarf, die unsere Pflanze unter gewöhnlichen Verhältnissen zwischen die Perioden der Knollenbildung und des Blühens einschaltet.

Die Ursache dieser Veränderung im Wachsthume beruht auf dem durch die Verdunkelung hervorgerufenen Etioliren der Keimpflanze. Ein Einblick in die hierbei stattfindenden Vorgänge ist

---

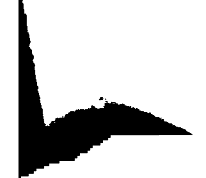
1) J. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, 2. Bd., Leipzig 1882, p. 458.

2) a. a. O., p. 390.

leider versagt, doch wollen wir versuchen, uns die Dinge in einfacher Weise zurecht zu legen. Das Wachsthum der Achse — um sie allein handelt es sich hier für uns — steht in ursächlicher Verbindung mit der Theilung und Streckung der sie zusammensetzenden Elemente. Unter normalen Verhältnissen theilen sich die Zellen des Hypokotyls zunächst überwiegend durch Wände, die senkrecht zur Längenachse gerichtet sind; daher die anfängliche Streckung des Organs. Ganz anders das Verhalten im nächsten Zeitabschnitte. Die in ihm entstehenden Wände haben der Hauptsache nach zur Längenachse parallele Richtung, ein Umstand, der zur Knollenbildung führt. Ist diese vollendet, dann beginnt später am Scheitel ein neuer Theilungsvorgang, der dem ersteren ähnlich ist und die Entstehung der Laubachse und des Blüthenstandes zur Folge hat.

Es scheint nun, als ob die, durch die lange Verdunkelung herbeigeführte, weit über das natürliche Maass hinausgehende Ausdehnung der Theilungsform des ersten Stadiums zur Unterdrückung des Theilungs-Modus des zweiten Zeitabschnittes führte. Die Elemente werden in der Periode, in der sie sich unter normalen Bedingungen parallel zur Längenachse des Organs theilen, gezwungen, die Theilungsrichtung senkrecht zur Achse beizubehalten, ein Umstand, der, wenn lange fortgesetzt, offenbar endlich den Verlust der zur Knollenbildung führenden Theilungsform überhaupt verursacht. Es ist, als wenn die Zellen im Dunkeln verlernten, sich parallel zur Achse zu theilen. Ob es sich hierbei bloss um Gewöhnungsvorgänge handelt, wollen wir unerörtert lassen.

Noch ein weiterer Versuch wurde ausgeführt. Wenn die Gärtner Pflanzen zu raschem Blühen zwingen wollen, so setzen sie dieselben einer starken Beleuchtung aus, gewähren aber die nothwendigen Nährstoffe des Bodens, besonders Wasser, nur in sparsamer Weise. Um den Erfolg eines solchen Verfahrens bei unseren zweijährigen Knollenpflanzen zu beobachten, stellte man mit mehreren Formen einen einfachen Versuch an. Es wurde der Same in die Schalen so dicht ausgesäet, dass zwischen den Pflanzen ein starker Kampf um den Raum und die Lebensbedingungen entstehen musste. Als die Objecte geringe Grösse erlangt hatten, setzte man sie einer intensiven Beleuchtung aus und gab Wasser nur in mässiger Menge. Die Folgen dieses Verfahrens zeigten sich besonders deutlich an der schon früher zum Versuche benutzten gelben runden Rübe. Von den Keimpflanzen ging eine Anzahl,



die freilich nicht genau bestimmt wurde, zu Grunde; die grosse Mehrzahl blieb aber erhalten. Unter diesen brachten es manche zur Bildung von Knollen, deren Durchmesser höchstens 4—5 mm betrug, meistens aber diese Grösse nicht einmal erreichte. Andere bildeten keine Knollen oder nur winzige Ansätze zu solchen, verlängerten früh ihre Achsen und erzeugten schon um die Mitte des Sommers Blüthen. Wieder andere wuchsen ebenfalls empor, gelangten aber nicht zur Blüthenbildung. Auch von den knollenführenden Individuen streckten einzelne nach der Knollenerzeugung ihre Achsen, blieben aber meistens, nachdem sie einige Höhe erreicht hatten, im Wachsthume stehen. Bemerkt sei endlich noch, dass alle Pflanzen, die bis zum Blühen vorgeschritten waren, im Herbste abstarben; dass dagegen die Individuen mit Knöllchen und Blatt-Rosetten oder mit etwas verlängerten, mit Laubblättern besetzten Achsen den Winter hindurch lebendig blieben und im nächsten Frühling blühten.

Aus dem Angeführten geht hervor, dass man im Stande ist, durch kräftige Beleuchtung und ungenügende Pflege unsere Pflanze zu veranlassen, die Bildung der Knollen völlig oder beinahe völlig aufzugeben und schon im ersten Jahre zum Blühen zu schreiten. Zum Baue jener Organe ist ein gewisser Reichthum von Nahrung nöthig, während zur Erzeugung der Blüthen sogar sehr ungünstige Lebensbedingungen ausreichen, wenn nur die Beleuchtung nicht zu gering ist. Auch in diesem Falle kann die Entstehung eines Gliedes des Körpers verhindert werden, ohne dass die Ausbildung der folgenden Glieder gehemmt wird. Die Knolle ist hier also kein unbedingt nothwendiger Theil im Organ-System des Körpers, wie wir es auf Grund unserer Untersuchung für die Kartoffel und andere Arten annehmen mussten. Wohl zu beachten ist endlich, dass das Blühen an keine vorhergehende Ruhe-Periode gebunden ist, dass zur Bildung der Blüthen keine Nährstoffe erforderlich sind, die in der Knolle zuvor aufgespeichert oder vielleicht auch chemisch verändert werden müssten.

Stellt man unsere Erfahrungen mit denen Rimpau's zusammen, so zeigt sich, dass das Aufschiessen der Rübengewächse mit normal zweijähriger Lebensdauer durch sehr verschiedene äussere Bedingungen hervorgerufen werden kann. Inwieweit auch innere erbliche Structur-Verhältnisse dabei einwirken, soll hier nicht erörtert werden; was diese Frage anlangt, so verweisen wir auf die Arbeit des eben genannten Autors.

Anhang.

Das Wassergewebe der *Oxalis crassicaulis* Zucc.

Es wurde wiederholt auf das Wassergewebe dieser Pflanze hingewiesen. Den früher über den Blattstiel gemachten Angaben schliessen wir hier noch einige weitere über die Histologie von Spross und Blatt an[1]).

Der Querschnitt des Laubsprosses zeigt folgendes Bild. An die verhältnissmässig kleinzellige Epidermis reiht sich eine Schicht wohlausgebildeten Collenchyms, dessen Elemente aussen klein sind, nach innen aber allmählich grösser werden und in das Parenchym der Rinde übergehen. Diese selbst besteht aus zweierlei Zellen, grossen, in kleinen Gruppen oder einzeln liegenden, und kleinen, die zwischen jenen ein- bis zweischichtige Platten bilden und im Ganzen einem unregelmässig gestalteten Netze gleichen. Der Inhalt der grossen Zellen ist wasserhell, ihr Plasma-Körper nur ein zarter Wandbeleg und dieser arm an geformten Bildungen; Chlorophyll-Körper finden sich darin nur spärlich und sind sehr klein. Reicheren Inhalt dagegen führen die kleinen Zellen; die Chloroplasten besonders sind in grösserer Zahl vorhanden und die einzelnen Körper umfangreicher. Hier und da beobachtet man zwischen den beiden Zellenformen mittlere Gestalten, die schwer entscheiden lassen, wozu sie gehören. Die kleinen Zellen stehen im inneren Theile der Rinde mit der Stärkescheide in Verbindung, deren Elemente von ähnlichem Baue, aber nicht unbeträchtlich kleiner und noch reicher an Inhalt sind. Wie der Längenschnitt lehrt, sind die beiderlei Elemente parallel der Achse mässig verlängert und bilden, die einen wie die andern, lange Reihen. Vom Collenchym abgesehen, hat das Mark ähnlichen Bau wie die Rinde; doch sind in jenem erstens die beiden Zellenformen grösser, zweitens die grossen Zellen verhältnissmässig häufiger als die kleinen, und endlich drittens ist der geformte Inhalt in den beiderlei Elementen ärmer als in der Rinde.

Wenden wir uns vom Laubsprosse zum Rhizom, so begegnen wir in Mark und Rinde wieder den beiden Zellenformen, doch sind hier die Unterschiede, hauptsächlich in der Rinde, grösser, und es ist, besonders in deren innerem Theile, die Zahl der kleinen Elemente

1) Vergl. damit den Abschnitt über Wassergewebe in der physiologischen Pflanzenanatomie von G. Haberlandt, 2. Aufl., Leipzig 1896, p. 347 ff.

verhältnissmässig bedeutender als im Stamme, sie bilden zwei- bis vierschichtige Platten zwischen den grossen Zellen. Schon im Sommer führen sie mehr oder minder reichlich Stärke, gleichen also in ihrer Leistung völlig der Stärkescheide. Im Marke des Rhizoms finden wir dieselben Unterschiede, doch führen hier unter gewöhnlichen Verhältnissen die kleinen Elemente keine Stärke.

Auch die dritte vegetative Sprossgestalt, die Knolle, weist die beiden Formen von Parenchym-Zellen auf. In der Rinde nehmen die grossen hauptsächlich die peripherische Region ein, die kleinen die mittlere und innere. Diese sind meist reichlich mit Stärke gefüllt; jene führen entweder keine solchen, oder nur kleine Körner in geringer Zahl. Im Zellsafte der grossen Elemente ist ein prächtig rother Farbstoff gelöst, der der Knolle ihre Farbe verleiht. Auch im Marke finden wir die beiderlei Zellen, die auch hier wieder im Ganzen grösser sind, als in der Rinde. Die kleinen dienen zur Stärkeablagerung, wenn gleich nicht ganz in dem Maasse, wie die der Rinde; die grossen, kleine oder auch umfangreichere Gruppen bildend, führen den rothen Farbstoff, jedoch meist in minder dichter Lösung, wie die Elemente der äusseren Rinde.

Endlich ist noch im Anschlusse an das, was früher über den Blattstiel gesagt wurde, zu erwähnen, dass zwar die Blattfläche in ihrem inneren Gewebe keine Zellen mit wasserhellem Inhalte besitzt, dass aber die Epidermis diesen Mangel ersetzt. Ihre Elemente sind auf beiden Seiten, besonders auf der oberen, gross und mit wasserhellem Inhalte versehen, in dem aber auch hier unter bestimmten Bedingungen ein rother Farbstoff gelöst ist.

Nach allem Angeführten sind die Sprosse, Blattstiele und Blattflächen unserer Pflanze mit einem System grosser, wasserreicher Zellen versehen. Dass diese ein eigentliches Wassergewebe bilden, unterliegt keinem Zweifel. Schneidet man mit Blättern besetzte Laubsprosse ab und legt sie auf einen Tisch des Arbeitszimmers, so welken die Blätter langsam, beträchtlich langsamer, als es an gewöhnlichen krautigen Gewächsen geschieht. Nach und nach werden dann die Fiederblättchen und später die Blattstiele abgeworfen; die Achsen aber bleiben zwei bis drei Wochen und selbst noch länger frisch, und schrumpfen erst sehr allmählich ein. Als man zweien solcher Objecte nach dem genannten Zeitraume durch frische Schnittflächen Wasser zuführte, erreichten sie bald wieder den gewöhnlichen Umfang und entwickelten ihre Seitenknospen. Sie verhielten sich also wie echte Fettpflanzen.

Deutlicher geht die Widerstandsfähigkeit des Gewebes noch aus folgender Thatsache hervor. In den Monaten November und December wurden lange, mit Reserve-Stoffen gefüllte, Sprossstücke von den in abnormer Weise behändelten Pflanzen abgeschnitten und auf einen Tisch des geheizten Arbeitszimmers gelegt. Auch in diesem Falle welkten die Blätter sehr langsam und wurden spät abgelöst. Nach etwa 8—10 Tagen nahm man wahr, dass einzelne Achselknospen sich zu Knöllchen gestalteten, in die nun das ganze aufgespeicherte Reserve-Material wanderte, ein Vorgang, der erst nach 4—5 Wochen beendigt war. Erst dann, nachdem diese abnorme Brutbildung vollzogen war, starben die bis zuletzt noch lebendigen Sprosstheile ab.

Die angeführten Thatsachen beweisen die Fähigkeit der Pflanze, Wasser zu speichern und auch unter ungünstigen Bedingungen festzuhalten. Dass als Organe dafür allein oder doch hauptsächlich die grossen, mit wasserhellem Inhalte versehenen Zellen dienen, leuchtet ohne Weiteres ein.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1 ($^{140}/_{1}$). *Oxalis crassicaulis.* Secundär entstandene Libriform-Zelle der Knolle.

Fig. 2 ($^{140}/_{1}$). Tracheidenartige Libriform-Zelle aus demselben Organ.

Fig. 3 ($^{140}/_{1}$). Tracheide aus demselben Organ.

Fig. 4 ($^{140}/_{1}$). Gefäss aus demselben Organ.

Fig. 5 ($^{140}/_{1}$). Holz-Parenchym-Zellen aus demselben Organ.

Fig. 6 ($^{70}/_{1}$). Blattknolle. Querschnitt durch den oberen peripherischen Theil des Gewebes. Unter der Epidermis die Assimilations-Zellen.

Fig. 7 ($^{70}/_{1}$). Normaler Blattstiel. Gewebe der Oberseite. An die Epidermis schliessen sich die Assimilations-Zellen, an diese die grossen, wasserführenden Elemente.

Fig. 8 ($^{140}/_{1}$). Kleines, secundär gebildetes Gefäss mit behöften Tüpfeln aus der Knolle.

Fig. 9 ($^{140}/_{1}$). Etwas grösseres secundäres Gefäss. Diese Form am häufigsten.

Fig. 10 ($^{140}/_{1}$). Grosses Gefäss desselben Organs.

Fig. 11 ($^{70}/_{1}$). Blattknolle. Peripherisches Gewebe der Unterseite. Das Collenchym fehlt.

Fig. 12 ($^{70}/_{1}$). Normaler Blattstiel. Gewebe der Unterseite. Hier Collenchym vorhanden.

Fig. 13 ($^{140}/_{1}$). Gefässartige Tracheide der Knolle, secundär entstanden.

Fig. 14 ($^{140}/_{1}$). Tracheide von eigenthümlicher Gestalt, wie vorige.

Fig. 15 ($^{140}/_{1}$). Kurze, weite Tracheide der Knolle.

Fig. 16 ($^{140}/_{1}$). Gefäss aus einer normalen Knolle, von mittlerer Form und Grösse.

Fig. 17 ($^{140}/_{1}$). Secundär erzeugte, parenchymartige Tracheide der Knolle.

Fig. 18 ($^{140}/_{1}$). Kurzes, fast tonnenförmiges Gefäss.

Fig. 19 ($^{200}/_{1}$). Normaler Blattstiel eines der fünf Bündel. Mittlere Grösse.

Fig. 20 ($^{200}/_{1}$). Blattknolle. Innerer Theil eines Leitbündels. Die beiden primären Gefässe *g*, *g* sind durch den secundären Phloëm-Theil getrennt. In der Richtung von *s* lag der primäre Phloëm-Theil.

Fig. 21 ($^{200}/_{1}$). Blattknolle. Verhältnissmässig wenig abweichendes Leitbündel mit zahlreichen secundären Theilungen.

Tafel II.

Fig. 1—10 ($^{300}/_{1}$). *Oxalis crassicaulis.* Stärkekörner aus einer normalen Knolle. Von den verschiedenen Formen sind die stabförmigen und ovalen die häufigsten. Fig. 4 giebt etwa die mittlere Grösse an. Grosse Körner mit der eigenthümlichen Form von Fig. 9 u. 10 selten.

Fig. 11 ($^{300}/_{1}$). *Boussingaultia baselloides.* Stärkekörner einer normalen Knolle. m von ungefähr mittlerer Grösse. Das obere der drei Körner darf als sehr gross bezeichnet werden.

Fig. 12 ($^{300}/_{1}$). Zu den vorigen gehörige Körner, darunter zwei getrennte Theilkörner, wie sie häufig vorkommen. Um ein solches sind neue Schichten gebildet worden.

Fig. 13, 14, 15 ($^{300}/_{1}$). Stärkekörner aus einer dem Lichte ausgesetzten Luftknolle. Sämmtlich grosse Körner, wie sie hier häufig vorkommen. Mit den grossen Körnern der normalen Knolle, Fig. 11 u. 16, zu vergleichen.

Fig. 16 ($^{300}/_{1}$). Sehr grosses Stärkekorn aus der normalen Knolle.

Fig. 17 ($^{300}/_{1}$). Conglomerat von kleinen Körnern, dem äusseren, grünen Theile der Luftknolle entnommen.

Fig. 18—22 ($^{300}/_{1}$). *Oxalis crassicaulis.* Stärkekörner aus einer abnormen Knolle, die als Anschwellung am Ende eines seiner Knospen beraubten Rhizoms entstanden war. Die anomalen Formen hier ziemlich häufig.

Fig. 23—26 ($^{300}/_{1}$). Stärkekörner aus der Endknolle eines in der Luft aufrecht gewachsenen Rhizoms. Auch hier die abnormalen Formen der Körner häufig.

Fig. 27 ($^{100}/_{1}$). *Boussingaultia baselloides.* Rindenzelle aus einer normalen Knolle mittleren Umfanges. Durchschnittliche Grösse und Zahl der Stärkekörner (vergl. Fig. 52).

Fig. 28, 29, 30 ($^{300}/_{1}$). Zu Fig. 13—15 gehörend.

Fig. 31, 32, 33 ($^{300}/_{1}$). *Oxalis crassicaulis.* Stärkekörner aus einem damit gefüllten normalen Rhizom. Fig. 32 u. 33 geben ungefähr die mittlere Grösse an.

Fig. 34 ($^{300}/_{1}$). Zu Fig. 23—26 gehörend.

Fig. 35 ($^{300}/_{1}$). Blattknolle. Kleine Körner in der Zellenschicht unter der Epidermis.

Fig. 36 ($^{300}/_{1}$). Körner der nächsten Zellenschicht. Zuweilen auch hier schon grössere Körner, wie in Fig. 37.

Fig. 37 ($^{300}/_{1}$). Körner aus der dritten Zellenreihe und aus den die Bündel unmittelbar umgebenden Parenchym-Zellen.

Fig. 38 ($^{300}/_{1}$). Abnormales Korn aus einer der inneren Parenchym-Zellen.

Fig. 39 u. 40 ($^{300}/_{1}$). *Boussingaultia baselloides.* Grosse Stärkekörner aus einer unterirdischen Wurzelknolle, die dicht mit verhältnissmässig umfangreichen Körnern gefüllt war.

Tafel IV.

Fig. 1. *Boussingaultia baselloides.* Internodial-Knolle an der Basis eines Stengelstecklings; der Callus unentwickelt.

Fig. 2. Normale Knolle bis zu etwa ²/₃ ihrer Länge senkrecht und verkehrt in den Boden gesteckt. An dem beleuchteten basalen Theile ist der emporgekrümmte Laubspross entstanden; die Knolle hat sich nach unten entwickelt.

Fig. 3. Knolle, deren Scheitel sich in Folge des darauf ausgeübten Druckes kugelförmig gestaltet hat.

Fig. 4. Internodial-Knolle, die, nachdem sie eine gewisse Grösse erlangt hatte, aus dem Boden bis zu der durch den Strich angedeuteten Höhe emporgehoben wurde. In Folge dessen kräftige Entwickelung des Callus, ausserdem aber die Bildung einer Luftknolle mit Seitenknöllchen.

Fig. 5 ($^{140}/_{1}$). *Helianthus tuberosus.* Speichergewebe einer normalen Knolle, aus radial geordneten Elementen bestehend.

Fig. 6 ($^{140}/_{1}$). Aehnliches Gewebe aus der knollig angeschwollenen Wurzel.

Fig. 7. *Apios tuberosa.* Basis eines Blattstecklings mit dem Gelenke. Dieses hat *Callus* und Wurzeln erzeugt.

Fig. 8. *Boussingaultia baselloides.* Wurzelknolle mit eingepfropftem Sprossreis. Die Wurzel hat sich entwickelt, ausserdem ist an der Basis des Reises ein Luftknollen-System entstanden; *g* die Grenze zwischen Wurzel und Reis, *kk* die Sprossknollen.

Fig. 9. *Apios tuberosa.* Basis eines Blattstecklings ohne Gelenk.

Fig. 10. *Boussingaultia baselloides.* Internodial-Knolle mit eingepflanztem Sprossreis; unten zwei ungewöhnlich angeschwollene Wurzeln, oben eine kleine Luftknolle.

Fig. 11. *Helianthus tuberosus.* Knollenartig angeschwollene Wurzel; dies unter allen beobachteten derartigen Bildungen die den Stengelknollen ähnlichste Form.

Fig. 12 ($^{140}/_{1}$). Elemente der primären Rinde des angeschwollenen Stengeltheils mit den secundären Wänden.

Fig. 13 ($^{140}/_{1}$). Strahliges Speichergewebe, in dem stark angeschwollenen Stengeltheile vom Cambium erzeugt. Vergl. Fig. 5 u. 6.

Fig. 14. *Boussingaultia baselloides.* Rundliche Internodial-Knolle, an einem Stengelstücke entstanden, das nur wenig in die Erde ragte.

Fig. 15. Internodial-Knolle mit stark entwickeltem Callus-Theile.

Fig. 16. Stengelsteckling mit zwei normalen Knollen an der Basis und zwei Knollenansätzen darüber; die Basis selbst etwas angeschwollen.

Fig. 17. Stengelsteckling, verkehrt mit dem Scheitel in die Erde gesetzt, deren Oberfläche der Strich andeutet. Das untere Ende des Scheiteltheiles ist abgestorben, der Rest der Gefässbündel in der Figur als Linie angegeben; ohne Wurzeln; das noch lebendige Scheitelende schwach angeschwollen, ebenso die nach oben gewandte Basis. In der Blattachsel an der Erdoberfläche eine kleine Knolle.

Fig. 18. Wie Fig. 10. Der in den Boden ragende verdunkelte Theil der Knolle besonders kräftig ausgebildet.

Fig. 19. Basales Ende des Stieles eines Blattstecklings mit kugelförmig knollig angeschwollener Hauptwurzel und ähnlichen Seitengliedern.

Fig. 20 ($^{1}/_{2}$). Kartoffel Die Mutterknolle hat einen etiolirten Terminal-Spross gebildet; dieser wurde verkehrt mit dem Scheitel in die Erde gepflanzt und erzeugte zunächst Wurzeln, dann die jungen Knollen. An diese hat die Mutterknolle die Hauptmasse ihrer Substanz abgegeben.

Fig. 21 ($^{140}/_{1}$). *Helianthus tuberosus.* Elemente aus der Rinde eines stark angeschwollenen Stengeltheiles, der Region zwischen zwei Bastbündeln entnommen.

Fig. 22. *Boussingaultia baselloides.* Stengelstück mit einem Blatte und dessen Achselknospe, horizontal in den Boden gelegt bis zu der durch den Strich angedeuteten Tiefe. Die Stengel-Basis ist etwas angeschwollen und hat Wurzeln gebildet. Die Achselknospe hat sich zum Laubsprosse entwickelt, dieser an der Basis mit einer Knolle.

Fig. 23. Internodial-Knolle von sehr langer Form, an einem tief eingepflanzten Stecklinge entstanden. Vergl. Fig. 14.

Fig. 24. *Helianthus tuberosus.* Stark verdickter Basal-Theil des Stengels einer grossen Pflanze, unten die Wurzelknollen.

Fig. 25. *Boussingaultia baselloides.* Sprossstück mit sehr dünnem Internodium, als Steckling benutzt.

Fig. 26. Die aus dem unteren Internodium, Fig. 25, hervorgegangene Knolle in natürlicher Grösse. Am Scheitel des wenig in die Dicke gewachsenen oberen Stengeltheils ein Seitenspross mit verdicktem unterem Ende.

Die Habitusbilder Fig. 1–4, 8, 10, 14—16, 18, 22–24 geben die Objecte in halber, die Fig. 7, 9, 11, 17, 19, 25 u. 26 in ganzer natürlicher Grösse wieder.

Tafel V.

Fig 1. Radies. Junge Pflanze mit den ersten Laubblättern, von denen in der Zeichnung nur eines völlig wiedergegeben wurde. Die Figur zeigt die Höhe an, bis zu der das Object nach dem Herausnehmen aus dem Topfe wieder eingepflanzt wurde.

Fig. 2. Pflanze mit Knolle von mittlerer Grösse und normaler Gestalt, in $^1/_2$ des natürlichen Umfangs.

Fig. 3. Keimpflanze unter normalen Bedingungen entstanden.

Fig. 4. Pflanze mit sehr kräftiger, weit aus der Erde emporgewachsener Knolle.

Fig. 5. Knolle eines Objectes, dessen Wurzel nur wenig aus der Erde emporgezogen worden war. Knolle schlank, fast cylindrisch, der Hauptsache nach vom Hypokotyl und nur zum kleinen Theile von der Wurzel gebildet.

Fig. 6. Stärkster Theil der Knolle vom oberen Wurzeltheile gebildet.

Fig. 7. Knolle wesentlich vom Hypokotyl erzeugt.

Fig. 8. Knolle schlank, fast cylindrisch gestaltet; die Achse hat sich früh gestreckt und den Blüthenstand gebildet.

Fig. 9. Knolle zu etwa gleichen Theilen von Wurzel und Hypokotyl hergestellt; auf zwei gegenüberliegenden Seiten mit Längenrissen versehen.

Fig. 10. Knolle vom unteren Theile des Hypokotyls und besonders der Wurzel gebildet; oberer Theil des ersteren ausnahmsweise dünn.

Fig. 11. Knolle in die Wurzel verlegt.

Fig. 12. Object mit mässig etiolirtem Hypokotyl, an dem die Knollenbildung unter den Kotyledonen stattgefunden hat.

Fig. 13. Das Hypokotyl war stärker etiolirt und wurde auf der Strecke von a—b verdunkelt; daher hier die Knolle. Eine zweite Anschwellung an der Erdoberfläche bei *e*.

Fig. 14. Aehnlich der in Fig. 12 dargestellten Knolle, doch ist hier der untere Theil stärker entwickelt.

Fig. 15. Hier hat sich das Hypokotyl auf seiner ganzen Länge, überwiegend aber im unteren Theile verdickt.

Fig. 16. Knolle mit einer oberen und unteren Region stärksten Wachsthums.

Fig. 17. Das normale junge Pflänzchen wurde bis zu der punktirten Linie in Erde gepflanzt, daher die Bildung der verlängerten Knolle.

Fig. 18. Das Hypokotyl war nur wenig etiolirt. Die Knollenbildung fand hauptsächlich in der Wurzel statt.

Fig. 19. Abnorm gestaltete Knolle, wie Fig. 17.

Fig. 20. Knolle, in der oberen Region eines stark etiolirten Hypokotyls entstanden.

Fig. 21. Das etiolirte Hypokotyl wurde fast seiner ganzen Länge nach von *a* an bis unten mit verdunkelnder Hülle umgeben; Knolle unter dieser im obersten Theile entstanden.

Fig. 22. Stark etiolirtes Hypokotyl, nachträglich der Tagesbeleuchtung ausgesetzt. Bildung der Knolle hauptsächlich im unteren Theile und der Wurzel.

Fig. 23. Gelbe runde Rübe. Hypokotyl und Wurzel wurden bis zur Höhe der punktirten Linie aus dem Boden gehoben, darnach die Gestaltung der Knolle; der Uebergang in die Wurzel allmählich.

Fig. 24. Wie vorige. Der Rübenkörper aber scharf von dem verdünnten Theile abgesetzt.

Fig. 25. Durch eine Unterbindung in zwei Theilen entwickelter Körper.

Fig. 26. Normale Gestalt der Knolle, unter abnormalen Bedingungen entstanden.

Fig. 27. Radies. Stark vergeiltes Keimpflänzchen, wie sie zu den Versuchen verwandt wurden. Auffallender Unterschied in der Länge der beiden Kotyledonen.

Fig. 28. Pflänzchen ohne Knolle, zum Blühen schreitend: oben die Knospen.

Fig. 29. Stark etiolirtes Hypokotyl, auf der Strecke von *a*—*b* verdunkelt. Verdickung des Organes erstens unter den Kotyledonen, zweitens unter der Hülle, drittens an und unter der Erdoberfläche.

Fig. 30. Aehnliches Object wie das vorige, ebenfalls von *a*—*b* verdunkelt. Die Anschwellung am Boden ist fast unterblieben.

Fig. 31. *Thladiantha dubia.* Ranke mit knolliger Anschwellung an der Basis.

Fig. 32. Grösstes beobachtetes Rankenknöllchen, in zweifacher Vergrösserung.

Fig. 33. Kartoffel. Ein Knollen-System, während 14 tägiger Verdunkelung aus dem Mittelgebilde zwischen Ausläufer und Spross, Fig. 43, entstanden.

Fig. 34. Die unter dem Einflusse des Lichtes gebildete Knolle wurde in ihrer vorderen Hälfte mit einer Stanniol-Hülle umgeben.

Fig. 35. Dieselbe Knolle nach 18 tägiger Verdunkelung.

Fig. 36. Feine Ausläufer in der mittleren Region des Stengels der „*la Belle de Fontenay*“ erzeugt.

Fig. 37. Primärer Achselspross der „*Royale*“, der selbst nicht zur Knolle wird, dessen eigene Achselsprosse sich aber zu Knollen gestalten. System von unten gesehen.

Fig. 38. *Thladiantha dubia.* Unterer Theil eines Rankenstecklings, s. Fig. 31.

Fig. 39. Kartoffel. *La Belle de Fontenay.* Grösstes überhaupt beobachtetes System von Luftknollen, in $1/2$ der natürlichen Grösse.

Fig. 40. Von zwei etwa gleich grossen Luftknollen wurde die rechts stehende mit einer verdunkelnden Hülle umgeben. Unterschied der Knollen nach 18 Tagen.

Fig. 41. Das in Fig. 37 gezeichnete System von der Seite gesehen.

Fig. 42. Stark nach unten gekrümmte Mittelbildung zwischen Ausläufer und Laubspross.

Fig. 43. Aehnliches Gebilde, von *a* an in seinem ganzen vorderen und mittleren Theile verdunkelt. Das daraus entstandene Knollen-System in Fig. 33.

Auf Taf. V sind in $1/2$ der natürlichen Grösse dargestellt die Objecte Fig. 1—12, 14—26, 39 u. 40; in 2facher Vergr. Fig. 32; in ganzer natürlicher Grösse alle übrigen.

Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs.

Von

Hans Zumstein.

Mit Tafel VI.

Einleitung.

Die Euglenen haben von jeher die Aufmerksamkeit derjenigen Forscher auf sich gezogen, welche sich mit der Untersuchung der mikroskopischen Organismenwelt befasst haben. Die weite geographische Verbreitung, verbunden mit grosser Arten- und Individuenzahl, die interessanten und zugleich relativ übersichtlichen Verhältnisse des Körperbaues trugen dazu bei, dass die Euglenen mit der Zeit als Grundtypus des grossen Flagellatenreiches hingestellt wurden.

Die Geschichte der Euglenenkunde findet ihre Darstellung in den Werken von Stein (78[1]), Bütschli (83—87) und in der Euglenenmonographie von Klebs (83). Auf die letztgenannte, für alle späteren Untersuchungen auf diesem Gebiet grundlegende Arbeit, folgten bald einige weitere von hervorragender Bedeutung. Ich nenne besonders diejenigen von Schmitz (82 u. 84) über die Chromatophoren. Auch in dem Flagellatenwerk Bütschli's nehmen die Euglenen eine bevorzugte Stellung ein.

Aus diesen Forschungen ergab sich ein ziemlich vollständiges Bild von der Morphologie der Euglenen und ihrer nächsten Verwandten. Die vielen physiologischen Probleme der Ernährung, der Fortpflanzung u. s. w. wurden aber in den citirten Werken mehr nebenbei behandelt, häufiger discutirt eigentlich nur die Function des Membrantrichters resp. die Möglichkeit der Aufnahme geformter Nahrung und die Phototaxis.

---

1) Die eingeklammerten Zahlen verweisen auf das Literaturverzeichniss.

Khawkine (85 u. 86) war der Erste, welcher die Ernährungsfrage unserer Organismen experimentell in Angriff nahm. Durch ihn wurde die von andern Forschern längst gehegte Vermuthung, dass die grünen Euglenen trotz ihres Chlorophyllgehaltes in der Natur mehr oder weniger saprophytisch leben, zur Gewissheit erhoben.

Immerhin sind die Untersuchungen Khawkine's lückenhaft und seine Speculationen und Theorien halten in manchen Beziehungen einer strengern Kritik nicht Stand. Es war darum keine undankbare Aufgabe, das Problem der Ernährung der Euglenen, speciell der chlorophylhaltigen Arten einer erneuten und gründlicheren Bearbeitung zu unterziehen.

Hierin besteht der Hauptzweck der vorliegenden Arbeit.

Die *Euglena gracilis* Klebs stellte sich als ein sehr günstiges Object für derartige Experimente heraus und darum untersuchte ich einstweilen nur diese Species genauer in Bezug auf ihre Ernährung.

Daneben wurden auch einige Punkte der Morphologie, der Zelltheilung und der Zusammenhang zwischen Wachsthumsgeschwindigkeit und Temperatur ins Auge gefasst; man findet dieselben in dem „Morphologie" überschriebenen Capitel des speciellen Theils besprochen.

Einige, vorwiegend die genauere Organisation der Euglenen betreffende Verhältnisse sind durch die neuesten Arbeiten von Klebs (92) Franzé (93), Fischer (94), Keuten (95) aufgehellt worden. Ich hoffe, dass meine Abhandlung dazu beitragen möge, auch in physiologischer Hinsicht die Kenntniss der so unendlich reichen und anziehenden Welt der niedern Organismen zu fördern und zu ergänzen.

Die Arbeit wurde im neuen botanischen Institut in Basel ausgeführt. Es sei mir vergönnt, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern Herrn Prof. Dr. G. Klebs, welcher die Freundlichkeit hatte, mich auf die interessanten Aufgaben hinzuweisen, und Herrn Dr. W. Benecke, unter dessen Leitung ich die Arbeit zum Abschluss brachte, herzlich zu danken für die vielen und werthvollen Rathschläge, die sie mir zu Theil werden liessen.

Allgemeiner Theil.

Eine continuirliche Formenreihe führt von den Eugleniden zu den Astasiiden[1]. Alle Unterscheidungsmerkmale, welche bisher von der systematischen Forschung herangezogen wurden, um die beiden genannten Unterfamilien der Euglenoidinen zu trennen, haben sich als mehr oder weniger unhaltbar erwiesen.

Die auffälligste Thatsache, welche die Euglenen vor den Astasien auszeichnet, ist der Chlorophyllgehalt. Nun giebt es aber zahlreiche farblose Euglenen, welche mit gewissen grünen Formen in allerengster Beziehung stehen. Für die *Euglena gracilis* wird im Laufe der Untersuchung der Beweis erbracht werden, dass sie sowohl in einer grünen wie in einer farblosen Varietät erscheinen kann[2].

Ferner gilt der Besitz eines Stigmas als Unterscheidungsmerkmal zwischen den ungefärbten echten Euglenen und den ebenfalls chlorophyllfreien Astasien; doch auch diese Thatsache hat nur relativen Werth.

Der wichtigste Grund, welcher für eine Trennung der Genera *Euglena* und *Astasia* spricht, liegt vielleicht in der verschiedenen Art der Zelltheilung (Klebs 83 p. 293 u. 92 p. 356). Die Astasien theilen sich nicht, wie die meisten Euglenen, innerhalb einer Schleimhülle und nicht in Ruhe, sondern im beweglichen, geisseltragenden Zustand. Die beiden Theilungsmodi unterscheiden sich aber nur unbedeutend und der Unterschied wird bei besserer Kenntniss der Theilungsvorgänge von einer grösseren Zahl von Arten seinen Werth als Familienmerkmal mit der Zeit wohl auch verlieren.

Auch hinsichtlich der Ernährungsweise kann man gegenwärtig keinen Unterschied zwischen einer (unter allen Umständen) farblosen *Euglena* und einer echten *Astasia* finden. Beide Organismen ernähren sich rein heterotroph. Die grünen Euglenen sind dagegen im Stande, sich autotroph, mit Hilfe ihrer Chromatophoren zu ernähren[3].

---

1) Was die Systematik anbetrifft, so halte ich mich an die Terminologie der Euglenenmonographie und der Flagellatenstudien von Klebs.

2) Cfr. Anm. 2, p. 155.

3) Die folgende kleine Uebersicht (p. 152) diene zur Erläuterung der späterhin gebrauchten Bezeichnungen für die verschiedenen Arten der Ernährung.

Nun zeichnen sich aber auch die chlorophyllgrünen Species bekanntlich dadurch aus, dass sie mit Vorliebe Orte bewohnen, an denen organische Substanz in Fäulniss begriffen ist. Die meisten Arten der Gattung *Euglena* sind charakteristische Bewohner der Mistpfützen der Dörfer und der Viehweiden, faulender Sümpfe u. s. w.

Es ist darum schon lange vermuthet worden, dass auch die grünen Euglenen aus ihrer Umgebung vorgebildete organische Substanzen aufnehmen und in ihren Stoffwechsel ziehen, obwohl noch nie die Frage behandelt wurde, ob es sich wesentlich um C- oder um N-haltige organische Stoffe oder auch um Ammonverbindungen handelt. Es möge nur eine Stelle aus der grossen Literatur citirt sein:

„Die farblosen Varietäten der grünen Eugleniden bilden die Uebergangsformen zu den ausschliesslich saprophytisch sich ernährenden Astasiiden. Leider können wir den Saprophytismus nicht in jedem Falle sicher beweisen. Doch ist es in hohem Grade wahrscheinlich, dass bereits grüne Euglenen neben ihrer Kohlenstoffassimilation direct organische Stoffe aus ihrer Umgebung aufnehmen." Klebs (92, p. 354). Vgl. auch Bütschli (87, p. 866/67).

Khawkine (86, p. 322—346) war, wie erwähnt, bis jetzt der

Synonyme.

Art der Ernährung:	Bezeichnung nach Pfeffer (Physiol., II. Aufl.):	Andere Autoren:
Assimilation der CO_2 und der unorgan. Salze	autotroph	holophytisch (z. B. Bütschli, Klebs) autophytisch (z. B. Beyerinck 98). pflanzlich (Klebs 92).
Aufnahme organ. Nahrung; daneben CO_2-Assimilation	mixotroph	halbsaprophytisch.
Nur Aufnahme vorgebildeter Nahrung (C, N und unorgan. Salze)	heterotroph	rein saprophytisch.

Die autotrophe (genauer die in Bezug auf den Kohlenstoff a.) und die mixotrophe Ernährung der grünen Organismen sind an Beleuchtung geknüpft. Die heterotrophe Lebensweise ist durch Lichtabschluss oder durch Mangel an Chloroplasten bedingt; im ersteren Fall sind die Chromatophoren functionslos; im zweiten ist die Beleuchtung (Licht bezw. Dunkelheit) ohne directen Einfluss auf die Art der Ernährung.

Die animalische Lebensweise kommt bei Euglenen und Astasien nicht vor.

In der Regel werde ich mich an die Ausdrucksweise des Pfeffer'schen Handbuchs halten.

Einzige, welcher die Frage durch das Experiment zu lösen versuchte.

Er brachte eine Kultur der *Euglena viridis* in organ. Nährlösung in die Dunkelheit und beobachtete, dass selbst nach 39 Tagen noch manche Euglenen in freier Bewegung waren. Unser Autor folgert daraus, dass sie organische Substanz aufnehmen können und dass sie in hohem Maasse die Fähigkeit besitzen, ungünstige Zeiten der Ernährung zu überstehen. Er hält es aber, seltene Fälle ausgenommen, nicht für möglich, die Aufnahme organischer Substanz mit Sicherheit direct nachzuweisen:

„.... C'est surtout parce que pour un organisme habitué dans son état normal à se soutenir par l'un et par l'autre aliment (organique et inorganique), l'absence de l'un de ces aliments doit présenter une privation très sensible, l'organisme s'en doit ressentir et son développement en doit être arrêté." p. 333.

Es werde vielmehr nur möglich sein, die Frage indirect zu beantworten. Khawkine schliesst folgendermassen: Wenn eine blühende Kultur eines Organismus, von dem man vermuthet, dass er organische Substanz aufnimmt, im Dunkeln allmählich zu Grunde geht (wie dies bei *E. viridis* thatsächlich der Fall ist), so ist damit nur bewiesen, dass dem betr. Organismus im Dunkeln einige nothwendige Bedingungen zu einer normalen Entwickelung fehlen. Wenn er andererseits in unorganischen Nährlösungen am Licht nicht gedeiht, so beweist dies noch nicht, dass er die CO_2 nicht assimiliren kann, sondern nur, dass organische Stoffe (im weitern Sinne des Worts) zu seiner vollen Entfaltung mehr oder weniger erforderlich sind, unter Umständen auch, dass ihm die unorganischen Salze nicht in richtiger Mischung zur Verfügung standen. Somit beweist das Degeneriren der schönsten Kultur von *E. viridis* durch Lichtabschluss und die völlige Hemmung aller weiteren Entwickelung[1]), dass für diese Euglene die CO_2-Assimilation eine nothwendige Lebensthätigkeit ist. Andererseits sind organische Stoffe, wenigstens zu einer gedeihlichen Vermehrung unerlässlich. „L'absence d'éléments organiques affaiblissait l'*E. viridis* autant que l'absence de la clarté." p. 337[2]).

Die Aufnahme organischer Substanz im Licht macht Khawkine durch einige Versuche sehr wahrscheinlich.

1) „Les Euglènes dans l'obscurité, ne se multiplient pas." l. c., p. 334.

2) Es ist mir unerklärlich, wie dann Khawkine (p. 341) wieder behaupten kann, dass die Euglenen nur im Dunkeln organische Substanz aufnehmen.

In reinem Brunnenwasser gediehen die Euglenen nur ganz kümmerlich, sowie aber dem Wasser einige Tropfen Hühnereiweiss zugesetzt wurden, viel kräftiger. Auch in dem Decoct von Kartoffeln vermehrte sich die Euglene am Licht intensiv, aber nur, wenn die Lösung nicht vorher wiederholt filtrirt und dadurch ihrer Colloidsubstanzen (Eiweiss und Stärke) beraubt wurde.

Im Ganzen spürten die Euglenen viel eher den Lichtmangel als das Fehlen der organischen Substanzen.

Dies sind die Hauptpunkte der Arbeit Khawkine's, soweit sie sich auf die Ernährung bezieht.

An der Richtigkeit der wichtigeren Schlussfolgerungen ist wohl kaum zu zweifeln; immerhin dürfen einige kritische Bemerkungen nicht unterdrückt werden.

Khawkine nahm bei der Kultur der Euglene in organischen Flüssigkeiten keine Rücksicht auf die Bakterien und operirte auch nicht mit Reinkulturen. Es könnten also leicht unter den Individuen der Species *viridis* noch andere, ähnlich aussehende Arten verborgen gewesen sein und das Ergebniss der Versuche zweifelhaft gemacht haben.

Doch resultirt wohl soviel mit grosser Wahrscheinlichkeit aus der Untersuchung, dass für die *E. viridis* in erster Linie die photosynthetische CO_2-Assimilation in Betracht kommt und dass sie sich im Dunkeln (in organischer Nährlösung) nicht vermehrt. Ihr Leben ist also an die Gegenwart des Lichtes gebunden.

Ganz anders verhält sich die von mir untersuchte *Euglena gracilis* Kl. Die *Euglena gracilis* ist im Stande, sich je nach den Lebensbedingungen rein autotroph oder rein heterotroph zu ernähren. Am besten gedeiht sie jedoch bei mixotropher Lebensweise.

Dies das Hauptresultat der vorliegenden Arbeit, das an bakterienfreien Reinkulturen gewonnen wurde.

Indem wegen aller Einzelheiten auf den speciellen Theil verwiesen sei, führe ich hier nur noch Folgendes an: Ein ähnliches Verhalten wie die *E. gracilis* zeigen nach Beyerinck (98) einige niedere grüne Algen.

„Verschiedene niedere Algen werden in ihrem Wachsthum ausserordentlich gefördert durch die Gegenwart organischer Nahrung. Sie werden dabei gänzlich unabhängig vom Licht und erzeugen, z. B. auf Malzgewürzgelatine selbst bei Fortsetzung während mehrerer Jahre in absoluter Dunkelheit massenhaft tiefgrünes Algen-

material. Inzwischen habe ich mich überzeugt, dass solche Kulturen im Lichte wieder im Stande sind, sich unorganisch zu ernähren und CO_2 zu zerlegen. Auf diese Weise gelingt es *Chlorosphaera*, *Cystococcus*, *Stichococcus*, (mit *Pleurococcus* habe ich noch keine Versuche gemacht, doch wird das nämliche dafür gelten) entweder als Saprophyten oder als Autophyten zu kultiviren."

Unsere Euglene ist nicht nur in Bezug auf den Kohlenstoff heterotroph, vielmehr sind es gerade organische N-Verbindungen, die ihr vorwiegend von Nutzen sind; sie könnte aber, streng genommen, in jedem der von Beyerinck (90, p. 732 Anm.) vorgeschlagenen Mikrobensysteme untergebracht werden. Am besten wird man sie allerdings den Pepton-Kohlenstoffmikroben zuzählen; die Vermehrung ist entschieden am kräftigsten, wenn neben Pepton noch eine organische Kohlenstoffquelle zur Verfügung steht.

Mit der Art und Weise der Ernährung steht die Ausbildung der Chromatophoren im engsten Zusammenhang. Bei autotropher und besonders bei mixotropher Lebensweise sind die Farbstoffträger als schöne Chloroplasten entwickelt, bei der Kultur im Dunkeln, also bei heterotropher Lebensweise, beinahe verkümmert und auf winzige Leukoplasten reducirt, die nur mittelst Tinction entdeckt werden können[1]). Die im Dunkeln erzogene, bisher nicht beschriebene farblose Form der *E. gracilis* könnte u. U. mit einer beliebigen chlorophyllfreien andern Euglene oder mit einer *Astasia*-species identificirt werden. Durch passende Kulturmethoden gelingt es, nach Belieben die Euglene in der grünen oder in der farblosen Form zu erziehen, ferner auch leicht die eine Form in die andere umzuwandeln[2]). Die grüne Form wird durch längeren Aufenthalt im Dunkeln oder durch sehr reiche organische Nahrung am Licht farblos; die farblose Form bildet am Licht ihre Leukoplasten in Chloroplasten um und ergrünt zur typischen *E. gracilis* Klebs. Für alle Details sei auf p. 181 ff. verwiesen.

Inwieweit die besprochenen Verhältnisse auch für die übrigen zahlreichen Arten der Gattung *Euglena* Geltung haben, müssen

1) Hierin liegt also ein Unterschied gegenüber den eben erwähnten Beyerinck'schen Versuchsobjecten.

2) Astasien sind wohl noch nie auf Leukoplasten untersucht worden; falls sie keine solchen besitzen, so läge darin wahrscheinlich ein durchgreifender morphologischer Unterschied zwischen Astasien und farblosen Euglenen.

weitere Untersuchungen lehren. Sehr wahrscheinlich wird es mit der Zeit gelingen, manche der z. B. in der Monographie von Klebs (83) beschriebenen farblosen Euglenen [1]) in grüne Varietäten umzuwandeln und noch weniger Schwierigkeiten wird voraussichtlich das umgekehrte Verfahren darbieten. Es darf aber auch nicht ausser Acht gelassen werden, dass wohl einzelne der farblosen Formen sich schon zu selbstständigen Arten entwickelt und ihre physiologischen Eigenschaften soweit fixirt haben, dass sie sich nur noch saprophytisch ernähren können. Eine solche selbstständig gewordene Varietät scheint die *E. viridis γ hyalina* Klebs zu sein. Sie wird vermuthlich besser mit dem alten Ehrenbergschen Namen als *E. hyalina* bezeichnet. Dagegen ist es immer noch fraglich, ob ähnliches für die vielumstrittene, von Klebs als *E. viridis β olivacea* benannte Euglenenform gilt. Schmitz (84, p. 32 u. 33) vertheidigt sie als besondere Species (*E. olivacea*); Khawkine wiederum, allerdings nicht auf Reinkulturen gestützt, betont ihren innigen Zusammenhang mit der Hauptform.

Viele Fragen sind also noch aufzuhellen; jedenfalls ist aber durch den Nachweis des unmittelbaren Zusammenhangs einer grünen Euglene (*E. gracilis*) mit einer absolut farblosen eine wichtige, auf Unterschiede in der Ernährung gegründete, Schranke zwischen den Gattungen *Euglena* und *Astasia* definitiv beseitigt worden. Darauf muss bei späteren und besonders bei systematischen Bearbeitungen der Abtheilung der Euglenoidinen Rücksicht genommen werden.

Ganz ähnlich wie unter den Euglenoidinen die Gattungen *Euglena* und *Astasia* nur durch willkürlich gesteckte Grenzen von einander getrennt werden können, so giebt es auch bei fast allen andern Flagellatenfamilien Parallelformen, Arten bezw. Gattungen von denen die einen farblos, die anderen im Besitz von Chromatophoren sind.

Es sei hier nur an einige wenige Beispiele erinnert.

Die meisten gelben Flagellaten, die Chrysomonadinen, ernähren sich pflanzlich mit Hilfe ihrer Farbstoffplatten; andere, eng damit verwandte Formen, obschon im Besitze von Chromatophoren,

---

1) Farblose Varietäten sind z. B. von *Euglena viridis* (?), *sanguinea*, *deses β intermedia*, auch von *Phacus pleuronectes*, *Trachelomonas volvocina* u. s. w. bekannt. Von *Trachelomonas reticulata* kennt man andererseits nur die farblose Form.

ernähren sich mehr thierisch durch Aufnahme geformter Nahrung[1]). Klebs (92, p. 404). Viele Formen endlich haben so kümmerliche Farbstoffträger, dass bei ihnen die Ernährung jedenfalls mixotroph und zwar vorwiegend heterotroph sein wird. Vergl. Meyer (97, p. 75).

Unter den Cryptomonadinen ernährt sich *Chilomonas Paramecium* rein heterotroph, die sehr nahe damit verwandte *Cryptomonas erosa* autotroph (? mixotroph).

In der Abtheilung der Volvocineen sind z. B. die Gattungen *Polytoma* und *Chlamydomonas* sehr interessante Parallelformen; auch unter den Peridineen giebt es farblose, animalisch oder saprophytisch lebende Arten.

Man kann sogar ganze Reihen von Genera, die verschiedenen Abtheilungen des Flagellatenreiches angehören, morphologisch ziemlich weitgehend mit einander in Parallele setzen. So giebt Francé (94, p. 74) die folgende Zusammenstellung.

Chlorophyllfreie Formen (Polytomeen).	Grüne Formen (Volvocineen).	Braune Formen (Chrysomonadinen).
Polytoma	*Chlamydomonas*	*Hymenomonas*
Chlamydoblepharis	*Kleiniella*	*Chrysopyxis*
Scyamina	*Eudorina?*	*Synura*
?	*Physocytium*	*Stylochrysalis*

Es darf wohl vermuthet werden, dass sich bei gründlicher Revision und besserer Kenntniss der physiologischen Eigenthümlichkeiten die Zahl der selbstständigen farblosen Formen relativ reduciren wird.

Specieller Theil.

I. Methodisches.

Ueber die Bedeutung und den Werth der Reinkultur im Allgemeinen brauche ich wohl keine Worte zu verlieren. Für alle exacten Untersuchungen, nicht nur der Bakteriologie, sondern der gesammten Pilz- und Algenforschung, werden die Methoden der

1) Wie unter den Euglenoidinen die Peranemiden; nur sind diese chromatophorenfrei.

2) Besitzt wie die farblose Form der *E. gracilis* Leukoplasten. Fisch (85, p. 59).

Reinkultur in neuerer Zeit allgemein angewandt; und zwar wird immer ausdrücklicher betont: der Ausgangspunkt, wenigstens für die erste wirklich reine Kultur, muss eine einzige Zelle sein. Es sei in dieser Beziehung auf Klebs (96, p. 182 ff.) verwiesen.

Selbstverständlich wurden auch bei *E. gracilis* die entscheidenden Versuche nur mit Reinkulturen ausgeführt. Dies war besonders nothwendig bei einem Organismus, der eben so gut in Form einer Euglene wie in Form einer *Astasia* erscheinen kann.

Bei der relativ bedeutenden Grösse des Objects (beinahe $^1/_{10}$ mm und schon gut mit blossem Auge sichtbar) ist es nicht schwierig, unter dem Mikroskop aus einem Tropfen mit Euglenen ein einziges Individuum herauszufischen. Dasselbe wird in eine sterilisirte gute Nährlösung übertragen, und wenn es sich genügend vermehrt hat das Isolirungsverfahren, wenn nöthig, wiederholt, um alle andern, auch die kleineren noch aus dem Ausgangsmaterial stammenden Mikroorganismen auszuschliessen.

Bei der Behandlung physiologischer Fragen müssen aber nicht nur die ähnlich aussehenden Formen, sondern auch die Bakterien eliminirt werden.

Es ist Beyerinck (90) zuerst gelungen, niedere Algen unter Ausschluss der Bakterien und zwar auf Gelatine zu kultiviren. Nun ist aber diese Methode aus verschiedenen Gründen oft nicht geeignet, sichere Aufschlüsse über die Ernährung der kultivirten Organismen zu geben. Zunächst ist es rein praktisch mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden, Gelatinekulturen, die während eines längeren Zeitraums häufig untersucht werden müssen, bakterienfrei zu erhalten (cfr. Klebs 96, p. 183). Ferner ist die chemische Zusammensetzung des Substrats nicht genau bekannt, also auch nicht die von den Algen verbrauchten Stoffe; endlich können sicher viele frei bewegliche Organismen nicht auf fester Unterlage wachsen. Auf solche Formen ist die Methode überhaupt nicht anwendbar und bei einem zu langsamen Wachsthum gewinnen sehr leicht die im Ausgangsmaterial immer vorhandenen Bakterien die Oberhand[1]). Besonders schwierig ist die Aufgabe, wenn es sich um ausgesprochene Saprophyten handelt.

Bei *E. gracilis*, die ich anfangs nur in stark faulenden Flüssigkeiten kultivirte, hätte die Methode Beyerinck's kaum zu

1) So verhält es sich z. B. mit *Polytoma uvella;* alle meine Bemühungen, von ihr bakterienfreie Kulturen zu gewinnen, waren bis jetzt erfolglos.

bakterienfreien Kulturen geführt. Hier gelingt es auf einem andern und sehr einfachen Wege, weil diese Euglene relativ viel freie Säure erträgt.

Ein kleiner Tropfen aus einer Reinkultur, im Allgemeinen ein buntes Gemisch von Euglenen und Spaltpilzen, wird in eine sterilisirte organische Nährlösung (z. B. Erbsenwasser), welche überdies 2% Citronensäure enthält, übertragen. Die Mehrzahl der Euglenen bleibt darin am Leben und entwickelt sich bald sehr kräftig; während die mit in die Flüssigkeit hineingelangten säureempfindlichen Bakterien in ihrer Vermehrung fast total gehemmt werden. Durch wiederholte Anwendung dieser Methode kommt man leicht und relativ schnell zu bakterienfreien Kulturen.

Dass das gewünschte Ziel auf diese Art wirklich erreicht wird, zeigt die Thatsache, dass gewöhnliches, säurefreies Erbsenwasser, bekanntlich ein äusserst günstiger Boden für Bakterienvegetation, völlig klar bleibt und nicht fault, wenn es unter Beobachtung der nöthigen Vorsichtsmaassregeln mit einem Tropfen aus einer, in der beschriebenen Weise gewonnenen Euglenenkultur geimpft wird.

Hat man dann einmal eine bakterienfreie Kultur, so ist natürlich der Zusatz von Säure späterhin nicht mehr nothwendig; und wenn die Kultur auch im Uebrigen rein ist, so können nun beliebige organische Nährlösungen in einwandfreier Weise auf ihren Nährwerth geprüft werden.

Als Kulturgefässe benützte ich meist Glasdosen mit lose übergreifendem oder aufgeschliffenem Deckel[1]). Für Versuche, die sich über einen längeren Zeitraum erstrecken, sind dagegen Erlenmeierkolben von 50—200 g Inhalt praktischer.

Das Volumen der Nährlösung betrug gewöhnlich 40—50, selten unter 20, häufig über 100 ccm. Die *E. gracilis* vermehrt sich so lebhaft, dass man sehr wohl ohne zu viel Zeitverlust mit grösseren Kulturen operiren kann. Die so gewonnenen Resultate sind auch bedeutend zuverlässiger, weil bei einem zu kleinen Kulturgefäss die äusseren Bedingungen, z. B. die Temperaturschwankungen viel unvermittelter zur Geltung kommen.

Kulturen in feuchter Kammer wurden selten und nur zu besonderen Zwecken angewandt.

---

1) Es ist auch bei gut verschlossenen Gefässen nicht zu befürchten, dass Sauerstoffmangel eintritt.

II. Morphologie der Species.

A. Der Bau des Körpers.

Die *E. gracilis* ist in allen wesentlichen Punkten gebaut wie die übrigen Arten der Gattung. Es war nicht meine Absicht, eine vollständige morphologische Beschreibung zu liefern. Für alle Détails der Organisation des Euglenenkörpers muss auf die Eingangs citirten Arbeiten von Klebs (83), Schmitz (84), Bütschli (87) u. s. w. und auf die Specialuntersuchungen einzelner Zellbestandtheile durch Klebs (92, Organisation des Vorderendes), Franzé (93, Stigma), Fischer (94, Cilie), Keuten (95, Kerntheilung) verwiesen werden.

Die erste, und, so viel mir bekannt, einzige in der Literatur vorhandene Beschreibung unserer Euglene giebt ihr Entdecker Klebs (83, p. 303).

Jene Speciesdiagnose kann, in einigen Punkten gegen früher verändert, etwa so gefasst werden.

Euglena gracilis Klebs (mittl. Länge ca. 63 μ; mittl. Breite ca. 10 μ):

Körper während der Schwimmbewegung lang gestreckt cylindrisch bis schmal eiförmig. Cilie wenig empfindlich, ungefähr von Körperlänge. Farbstoffträger als Chloroplasten oder Leukoplasten ausgebildet; je nachdem erscheint die Euglene in einer grünen oder in einer farblosen Form. Im ersteren, in der Natur gewöhnlichen Falle, etwa 10 scheibenförmige, im Umriss rundliche oder polygonale Chromatophoren, jeder mit Paramylonkern. Zellkern meist central. Zelltheilung (d. h. Theilung der Membran) im beweglichen Zustande; nur ausnahmsweise in Ruhe innerhalb einer dünnen Schleimhülle.

Körperform im Allgemeinen. Schwimmbewegung und Metabolie.

Der Habitus der *E. gracilis* wechselt sehr mit den Kulturbedingungen. Die Figuren der Tafel geben nur eine kleine Auswahl der wichtigsten Formentypen. Zu dieser Mannigfaltigkeit tragen wesentlich drei Factoren bei: Die grösseren oder kleineren Dimensionen des Körpers, das Vorhandensein resp. Fehlen des Chlorophyllfarbstoffs und die mehr oder weniger starke Ausbildung des Paramylons.

In letzter Linie ist alles von der chemischen Zusammensetzung der Nährlösung abhängig; doch kaum so, dass einer ganz bestimmten Versuchsanstellung stets genau dieselbe Euglenenform entspricht.

Die Schwimmbewegung besteht in einer ziemlich lebhaften schraubenlinigen Vorwärtsbewegung.

Die Metabolie ist weder in Bezug auf die Form noch hinsichtlich der Intensität so charakteristisch wie für einige andere Euglenenspecies. Bizarre metabolische Gestaltsveränderungen, die ganz an diejenigen der *E. deses β intermedia* erinnern, zeigt *E. gracilis* auf festen Substraten am Licht (Fig. 8, Taf. VI). Der Körper dehnt sich in der Richtung einer Querachse zu einer dünnen, breiten und ihren Umriss stets verändernden Platte aus.

Dimensionen der Zelle (excl. Cilie).

Die Dimensionen des Körpers sind bedeutenden Schwankungen unterworfen. Sie sind in guten Nährlösungen in der Regel grösser als in schlechten, bei lebhafter Vermehrung geringer als bei langsamem Wachsthum. Nicht selten steigen sie für eine bestimmte Nährlösung mit der Concentration der Nahrungsstoffe.

Nähere Auskunft giebt die Tabelle (p. 162). Die Messungen beziehen sich nur auf völlig ausgestreckte, ziemlich genau cylindrische grösste Exemplare in der betr. Nährlösung.

Aus 35 Messungen, von denen manche selbst wieder Durchschnittszahlen waren, ergaben sich folgende Dimensionen für die *E. gracilis.*

	Minimum	Mittel	Maximum
Länge μ	37	63	88
Breite μ	5,7	10	22,5
Volumen (angen.) μ^3	950	4950	35000 (= 0,000035 cmm)

Verhältnisszahlen:

Mittl. Länge: mittl. Breite = 6,3 Max. Breite: min. Breite = 4
Max. Länge: min. Länge = 2,4 Max. Volumen: min. Volumen = 37.

Von den Organen der Zelle will ich aus schon angeführten Gründen nur das Stigma und die Chromatophoren besprechen.

Im Allgemeinen gilt der Besitz eines Stigmas als Unterscheidungsmerkmal zwischen farblosen Euglenen und echten Astasien.

Nun hat aber Khawkine (85) eine *Astasia ocellata* beschrieben, die gerade durch einen Augenfleck gekennzeichnet ist. Allerdings darf darauf nicht allzu viel Werth gelegt werden. Es ist einerseits nicht undenkbar, dass die *Astasia ocellata* in Wirklichkeit eine farblose Euglenenspecies darstellt; andererseits ist auch bei echten Euglenen das Stigma oft bis zur Unkenntlichkeit reducirt (cfr. Klebs 83, p. 291).

	Kulturflüssigkeit	μ Länge	μ Breite
1	Erbsenwasser mit Mehl *	54	9
2	Erbsenwasser *	51,8	9
3	1 % Erbsenwasser *	54—61	7—9
4	2 % Erbsenwasser, säurefrei	58	17
5	8 % Erbsenwasser, säurefrei	99	13,5
6	0,5 % Erbsenwasser + 0,5 % acid. citr. . . .	67,5	6,8
7	Johannisbeersaft; schwache Lösung . . .	61 (M_{12})	6,3 (M_{12})
8	„ ; stärkere Lösung	88,4 (M_{12})	10,5 (M_{12})
9	Pflaumensaft	67—90	11
10	0,2 % Knop'sche Nährlösung + 0,5 % Aspar.	51,8	6,8
11	1 % Asparagin + 0,5 % acid. citr.	54	9
12	0,5 % Pepton + 0,5 % Traubenzucker . . .	50—60	7—9
13	2 % Traubenzucker; keine Säure	65	11
14	2 % Milchzucker + 0,5 % acid. citr.	46	6,8
15	2 % Raffinose + 0,5 % acid. citr.	54	6,8
16	2 % Fleichextract; säurefrei *	60,5	7
17	Erbsenwasser + 1 Tropfen conc. HCl. . . .	65,5	8
18	„ + 1 „ „ H_2SO_4 . . .	55	6,5
19	„ + 1 „ „ H_3PO_4 . .	62	7,1
20	„ + 1 % acid. citr.	69	6,5
21	„ ohne Säure	70,8	8,7
22	0,2 % Knop'sche Nährlösung	64,4	7,4

Anmerkung. Die Euglenen wurden zur Erleichterung der Messung vorher mit Jodjodkalium fixirt. Sie verändern dabei ihre Grösse nicht. M_{12} = Mittel aus 12 Einzelmessungen. * bedeutet gewöhnliche, nicht bakterienfreie Kulturen.

Die Grösse des Augenflecks ist auch bei *E. gracilis* ausserordentlichen Schwankungen unterworfen; in der Regel ist er bei der farblosen wie bei der grünen Form schön ausgebildet. Sehr wahrscheinlich hängt dies mit den Kulturbedingungen zusammen; doch konnte ich keinen bestimmten Zusammenhang nachweisen.

Bezüglich der Chromatophoren[1]) gilt Folgendes: Sind sie

---

1) Es liegt eigentlich ein innerer Widerspruch darin, die Leukoplasten auch als Chromatophoren zu bezeichnen; es giebt aber einstweilen keinen guten, beide Gebilde umfassenden Ausdruck.

als Chloroplasten ausgebildet, so sind sie im typischen Falle scheibenförmig, im Umriss rundlich oder polygonal bis lappig begrenzt. Sie liegen oft so dicht beisammen, dass der Körper der ganzen Länge nach „homogen“ grün gefärbt erscheint.

Die Leukoplasten entstehen aus den Chloroplasten beim Uebergang der Euglene zur rein heterotrophen Lebensweise. Die Zahl und Grösse der Chloroplasten nimmt ab; das Pigment verschwindet im extremsten Fall vollständig. Bei directer mikroskopischer Untersuchung lässt sich gewöhnlich keine Spur der thatsächlich immer vorhandenen Leukoplasten entdecken. Ihr Nachweis geschieht am schnellsten mittelst Tinction. Sehr gut bewährte sich folgende Methode: Fixiren mit Chromessigsäure (Zusammensetzung siehe Strasburger, Bot. Pract. III. A. p. 353); flüchtig abspülen, nicht auswaschen, in Wasser; färben mit einer sehr verdünnten wässerigen Lösung von Gentianaviolett; langsam antrocknen lassen auf dem Objectträger; Xylol; Canadabalsam.

Jeder Chloroplast und sehr wahrscheinlich auch jeder Leukoplast besitzt ein mehr oder weniger stark ausgebildetes Pyrenoid (von Klebs als Paramylonkern bezeichnet). Dasselbe ist auf beiden Seiten des Chromatophors mit je einer runden oder länglichen, uhrglasförmig gebogenen Paramylonschale bedeckt, also ein sogenanntes „beschaltes“ Pyrenoid (Klebs 83, Schmitz 84). In Wirklichkeit besteht es vielleicht aus zwei selbstständigen Hälften, da die zugehörigen Paramylonschalen häufig in Bezug auf die Ebene des Chromatophors nicht concentrisch liegen.

Von der autotroph sich ernährenden, oft wunderschön und meist etwas gelblich-grün gefärbten *E. gracilis* führen nun alle nur denkbaren Bindeglieder hinüber zu der gänzlich farblosen, rein heterotroph lebenden Form. Doch kann man aus dieser grossen Schaar zweckmässig einige Typen absondern. Sie seien der Kürze halber mit α, β, γ bezeichnet, analog und vielleicht auch homolog den von Klebs ebenso benannten Varietäten einiger Euglenenspecies; α und γ sind die Endglieder einer dem Grade der Heterotrophie parallel verlaufenden morphologischen Formenreihe der betreffenden Species.

1. *E. gracilis* α.

Mit 10—30 grösseren oder kleineren scheibenförmigen polygonalen Chloroplasten. Körper in der Regel zart homogen gelblichgrün gefärbt. Jeder Chloroplast mit einem beschalten Pyrenoid.

Protoplasma mit wenig, zuweilen mit gar keinem Paramylon. Excretkörnchen und andere Inhaltsbestandtheile fehlen. Charakteristische Form der Euglene am Licht in organischen oder unorganischen Nährlösungen (Fig. 1 u. 2, Taf. VI).

2. *E. gracilis γ.*

Entspricht in allen Beziehungen der Form *α*, ist aber in Folge des Mangels an Chlorophyll farblos. Chromatophoren als kleine Leukoplasten ausgebildet. Form der *E. gracilis* in organischen Nährlösungen bei Lichtabschluss oder in sehr reicher organischer Nahrung am Licht (Fig. 4, Taf. VI).

3. Für manche Zwecke ist es praktisch, noch eine dritte Form, *E. gracilis β* zu unterscheiden. Sie steht sowohl mit Rücksicht auf die Ausbildung der Chromatophoren als der Art ihrer Ernährung zwischen *α* und *γ*. Mit, gewöhnlich kreisrunden, Chloroplasten in geringer Grösse und Zahl. Meist mit viel Paramylon. Häufigste Form der *E. gracilis* am Licht in reicher organischer Nährlösung (Fig. 3, Taf. VI).

B. Die Zelltheilung.

Es dürfte nicht überflüssig sein, zunächst einige Punkte allgemeiner Natur, die sich auf die Theilungsvorgänge der Euglenoidinen beziehen, kurz in's Auge zu fassen.

Wie die meisten Flagellaten, so vermehren sich sowohl die Euglenen wie die Astasien stets durch Längstheilung, nie durch Quertheilung, aber im Uebrigen nach zwei verschiedenen Typen.

Die Theilung der inneren Organe (Kern, Stigma, Hauptvacuole) vollzieht sich bei den Eugleniden in Ruhe, nach Verlust der Cilie, dagegen die Durchschnürung der Membran entweder auch in Ruhe (Mehrzahl der Arten), oder aber während der Ausbildung der Tochtergeisseln d. h. im beweglichen Zustand (z. B. oft bei *E. viridis γ hyalina* und fast immer bei *E. gracilis*).

Bei den Astasiiden wird — soweit bekannt — die Cilie vor der Theilung nicht abgeworfen; und die Theilung der inneren Organe wie die der Membran geschieht im geisseltragenden beweglichen Zustand[1]).

1) In Bezug auf die Zelltheilung der *Astasia ocellata* drückt sich Khawkine (85, p. 46) nicht ganz klar aus; doch scheint die Geissel nicht abgeworfen zu werden.

Der Unterschied ist also nur geringfügig. Zudem ist die Theilung bei vielen Arten noch nicht gesehen worden; und mit der Zeit werden sicher auch Bindeglieder bekannt, Astasien, welche die Geissel abwerfen bezw. Euglenen, welche sie beibehalten. Die Theilung der Euglenen wird deshalb im Folgenden stets als „Theilung im beweglichen Zustand" bezeichnet werden, wenn die Theilung der Membran, das äusserlich den Vorgang charakterisirende Moment, während der Ausbildung der Cilien der Sprösslinge stattfindet.

Die Theilung vollzieht sich also bei den Euglenen nach Verlust der Cilie, aber im Einzelnen auf sehr mannigfaltige Weise. Einige Arten theilen sich im ausgestreckten, andere im eiförmig bis kugelig abgerundeten Zustand; manche analog den Astasiiden nackt, andere unter dem Schutze einer schleimigen oder häutigen Hülle (Theilungscyste). Auch die Hüllenbildung ist keine nothwendige, bei jeder Species die Theilung in bestimmter Weise begleitende Erscheinung. „*E. viridis*, *deses* u. A. bilden häufig in Feuchtkammer-Kulturen keine Hülle, sondern theilen sich nackt" (Monographie, p. 281).

In Hinsicht auf diese Mannigfaltigkeit kann man die wichtigeren Species der Gattung *Euglena* folgendermassen gruppiren. (Ich stütze mich dabei auf Angaben der Monographie.)

1. Theilung ohne Ausscheidung einer Hülle.

a) ausgestreckt:

1. *E. spirogyra* Ehbg.
2. *E. acus* Ehbg.

b) eiförmig abgerundet:

3. *E. variabilis* Klebs.
4. *E. gracilis* Klebs.

2. Theilung innerhalb einer Haut- oder Schleimhülle.

a) ausgestreckt:

5. *E. deses* Ehbg. Lockere Schleimhülle.

b) kugelig bis eiförmig abgerundet. Eigentliche Theilungscyste.

6. *E. viridis α* Klebs. Haut- oder Schleimhülle; selten ohne Hülle.
7. *E. viridis γ hyalina* Klebs. Wie vorige, aber häufig ohne Hülle und im beweglichen Zustande.
8. *E. sanguinea* Ehbg. Dünne Schleimhülle.

9. *E. velata α* Klebs. Lockere Schleimhülle.
10. *E. granulata* Schmitz (= *E. velata β granulata* Klebs). Dicke Schleimhülle.
11. *E. pisciformis* Klebs. Sehr feste Hauthülle.

Der Typus derjenigen Euglenen, die sich durch Theilungscysten vermehren, ist *E. viridis α* (vielleicht noch richtiger die etwas weniger bekannte *E. pisciformis*); ihre Theilung erfolgt nur selten im beweglichen Zustande. Vergl. die Arbeiten von Klebs, Bütschli, Khawkine.

Der letztgenannte Autor sucht auch die Gründe anzugeben, welche für die Theilung im encystirten bezw. im beweglichen Zustande ausschlaggebend sind. Es muss aber auch hier wieder betont werden, dass die Versuche nicht mit Reinkulturen ausgeführt wurden und dass auch die daraus abgeleiteten Schlüsse oft sehr speculativer Natur und nicht auf sichere Thatsachen gestützt sind.

Ich citire einige Stellen der Abhandlung.

„Le fait que les kystes pour la reproduction ne se trouvent point chez l'Astasie incolore, et que l'Euglène même ne les sécrète que dans les conditions d'une bonne assimilation de l'acide carbonique (clarté abondante, sels nutritifs, chromatophores sains), nous permet de supposer que la mucosité nécessaire pour ce genre de kystes est le résultat de l'activité de la chlorophylle, et se forme d'un des produits de l'assimilation de l'acide carbonique.“ p. 357.

„J'attribue la grande production de mucosités à l'action des rayons clairs du soleil et l'état mucilagineux de cette mucosité aux rayons sombres.“ p. 355[1]).

In stark faulenden Flüssigkeiten soll durch die Fäulnissgase („vapeurs ammoniacales et le sulfhydrate d'ammoniaque“) die Activität des Körpers sehr erhöht werden. Darum theile sich die *E. viridis* (speciell *β olivacea*) in organischen Flüssigkeiten während der ersten Zeit im beweglichen Zustand. (l. c., p. 348 u. 349.)

Was die andere Klasse von Cysten, die Dauercysten anbetrifft, so würden dieselben bei *E. viridis* ganz wie bei der *Astasia ocellata* unter ungünstigen Lebensbedingungen abgeschieden. Die nöthige Schleimsecretion soll in diesem Falle auf chemischen Processen beruhen, die sich im chromatophorenfreien Protoplasma abspielen. l. c., p. 357.

---

1) Dass die Schleimabsonderung im Dunkeln und am Licht durch höhere Temperatur befördert, aber nicht bedingt wird, fand ich bei *E. gracilis* bestätigt.

Die Zelltheilung von *E. gracilis*.

Die Fähigkeit der Schleimabsonderung kommt dieser Euglenenspecies nur in relativ geringem Grade zu. Die Theilung findet meist im beweglichen Zustand, selten innerhalb einer Hülle statt.

„Die Euglene rundet sich bei der Theilung zu eiförmiger Gestalt ab, ohne besondere Schleimhüllen auszuscheiden, doch ist sie dessen fähig, wie sich bei Torfkulturen zeigt.“ Monographie, p. 303.

1. Die Theilung im beweglichen Zustand verläuft in der folgenden Weise. Die zur Theilung sich anschickende Euglene ist meist von relativ bedeutender Körpergrösse; ihre Bewegungen werden langsamer, sie sinkt auf den Boden des Kulturglases oder kriecht in Bakterienkahmhäute u. dergl. hinein. Hier wirft sie die Cilie ab und contrahirt sich eiförmig. Nun vollzieht sich die Theilung der inneren Organe, bei der Form *α* oft auch eine Verdoppelung der Chromatophorenzahl. Währenddessen verharrt die Euglene in Ruhe und führt nur ab und zu langsame metabolische Bewegungen aus. Sehr bald beginnt die Einschnürung der Membran, die Bewegung wird wieder lebhafter, die Cilien der Tochterzellen beginnen langsam hervorzusprossen und unter den mannigfaltigsten Zerrungen und Torsionen vollzieht sich, von vorn nach hinten fortschreitend, die allmähliche Trennung der beiden Sprösslinge. Irgend welche Schleimhüllenbildung konnte nicht bemerkt werden.

In dieser und nur in dieser Form, also im stricten Gegensatz zu *E. viridis*, theilt sich die *E. gracilis*, wenn sie in Flüssigkeiten kultivirt wird.

2. Anders, und in vielen Beziehungen interessanter, gestalten sich die Verhältnisse, wenn man die Euglene auf festen Substraten z. B. auf Gelatine züchtet. Natürlich müssen hierbei die (gelatineverflüssigenden) Bakterien ausgeschlossen werden. Die Vegetation ist zwar bei Weitem nicht so lebhaft wie in flüssigen Medien, immerhin ziemlich ausgiebig, wenn man noch Nährstoffe wie Pepton oder Pflaumensaft zufügt.

Aus zahlreichen und in verschiedener Weise variirten Versuchen ergab sich das Resultat, dass nur dann die ganze Theilung in Ruhe, innerhalb einer dünnen Schleimhülle, vollzogen wird, wenn das Substrat genügend consistent ist. Sowie die Unterlage ein Umherkriechen oder gar

eine Schwimmbewegung gestattet, theilt sich die Euglene im beweglichen Zustand.

Durch fortgesetzte Zweitheilung in Ruhe entstehen nun auf und in der Gelatine mannigfach geformte, meist kugelige Häufchen von Euglenen (Fig. 9, Taf. VI). Dieselben sind (im reflectirten Licht) weiss gefärbt bei der Kultur im Dunkeln, hellgrün bis dunkelgrün bei Lichtkulturen und wachsen allmählich bis zu 1—2 mm im Durchmesser an. Alle Euglenen eines Häufchens sind annähernd gleich gross, ihre Schleimhüllen verschmelzen zu einer einzigen sehr weichen und dünnen Masse, in welcher die Individuen eingebettet sind. Sehr wahrscheinlich werden wie bei *E. viridis* bei jeder Theilung neue, d. h. secundäre, tertiäre etc. Specialhüllen ausgeschieden; doch war dies bei der schwachen Schleimsecretion nicht sicher zu entscheiden. Die einzelnen Euglenenansammlungen lassen sich als zusammenhängende Häutchen von der Gelatine abheben. Ueberträgt man sie in Wasser, so lösen sie sich schnell auf, die Organismen bilden ihre Cilien aus und schwimmen davon.

Bei der Beurtheilung von Lichtkulturen muss der Phototaxis der Euglenen Rechnung getragen werden.

Von einigen Versuchen will ich in Kürze das Resultat angeben.

Auf (4%) Agar-Agar ohne Nahrungszusatz.

Kaum Vermehrung; nach kurzer Zeit entstehen dickwandige Dauercysten (oft mit nachträglicher Zweitheilung).

Pepton-Agar am Licht.

Theilung fast immer im beweglichen Zustand. Bizarre Metaboliebewegungen.

Gelatine (mit Pepton).

1. 5% Gelatine im Dunkeln: Theilung meist in Ruhe. Kugelige oder unregelmässige Euglenenhäufchen.

2. 5% Gelatine am Licht: Die Euglenen kriechen frei auf der Gelatine; nie Theilungscysten. Die beim Impfstich in die Gelatine gelangten Euglenen bewegen sich meist nicht weiter; jede (ein kleines „Schöpfungscentrum") bildet mit ihren Nachkommen ein dunkelgrünes Kügelchen, dessen Grösse allmählich zunimmt. Mit steigender Lichtintensität lockern sich die Häufchen; die Euglenen nehmen eine langgestreckte unregelmässige Form an und kriechen in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen durch die Gelatine hindurch.

3. Auf und in 20% Gelatine, am Licht und im Dunkeln.

Nie freikriechende Euglenen. Stets Häufchen von Theilungscysten. Die Euglenen werden also stärker von der Zähigkeit der Unterlage als von der Empfindlichkeit gegen das Licht beeinflusst.

Die Theilung geschieht also:

1. im beweglichen Zustand: In Flüssigkeiten und auf 5% Gelatine oder ähnlichen weichen Substraten am Licht.
2. in Ruhe: Meist auf 5% Gelatine im Dunkeln; in 5% Gelatine am Licht. Stets auf und in 20% Gelatine.

Die früher (p. 166) angegebenen Theorien Khawkine's über den Zusammenhang der beiden Theilungsmodi haben somit für den Fall der *E. gracilis* keinen Werth. Die Art der Theilung ist nur abhängig von der physikalischen, nicht der chemischen Beschaffenheit des Wohnorts; unabhängig von der Ausbildung der Chromatophoren m. a. W. von der Art der Ernährung.

Scheinbare Ausnahmen werden durch eine bekannte, aber noch nicht aufgeklärte Eigenthümlichkeit der *E. gracilis* veranlasst. Es ist charakteristisch für diese Species, dass sie mit grosser Vorliebe in zufällig vorhandene Pilzmycelien, Bakterienkahmhäute u. s. w. hineinkriecht. So kommen oft in bakterienhaltigen Kulturen grüne Euglenendecken zu Stande. Dieselben unterscheiden sich aber bei näherer Prüfung sofort von ähnlich aussehenden der *E. viridis* dadurch, dass sie nur aus freien Euglenen, nie aus Theilungscysten, wohl aber bei einem gewissen Alter der Kultur aus dickwandigen Dauercysten bestehen.

Im Anschluss an diesen Abschnitt über die Theilungsvorgänge ist ein interessanter Fall abnormer Zelltheilung zu erwähnen. Es handelt sich um eine, leider nur einmal und unvollständig beobachtete simultane Dreitheilung im beweglichen Zustande. Es waren drei wohlausgebildete, mit Cilie und Stigma versehene Euglenen, die am hinteren Körperende miteinander verwachsen waren (Fig. 10, Taf. VI). Eine solche Abnormität ist bis jetzt von keiner andern Flagellate beschrieben worden. Im Gegentheil sagt Bütschli (87, p. 745): „Es erscheint in hohem Maasse zweifelhaft, ob sich im nicht encystirten Zustande gelegentlich auch eine simultane Theilung in eine grössere Zahl von Sprösslingen finde.“ Zweifellos war die beobachtete Monstrosität eine unvollendete Längstheilung („Drillingsbildung“) und entspricht den Zwillings-

bildungen, wie sie schon oft in den Gattungen *Polytoma* und *Chlamydomonas* gesehen worden sind.

Im Anschluss an diese Besprechung der Abhängkeit des Theilungsmodus von dem Nährmedium sei nun noch hingewiesen auf den Einfluss der Beleuchtung und der Temperatur.

1. Das Licht spielt keine so entscheidende Rolle im Leben der Euglene wie man a priori von einem chlorophyllhaltigen Organismus erwarten dürfte. Es hängt dies innig zusammen mit ihrer Befähigung zur Heterotrophie.

Die relativ geringe Abhängigkeit von der Beleuchtung kommt auch darin zum Ausdruck, dass die Zeit der Theilung nicht mit einer bestimmten Tageszeit correspondirt, wie dies von vielen grünen Algen, auch von *Ceratium* u. s. w. bekannt ist. Die Theilung der Form *a* erfolgt zwar — soweit beobachtet — vorzugsweise in den Vormittagsstunden (zwischen 9 und 12 Uhr); doch kann man auch zu jeder anderen Tageszeit Theilungszustände der grünen und sehr leicht solche der farblosen Form antreffen.

2. Sehr interessante und bei niederen Organismen bis jetzt noch nie genauer untersuchte Verhältnisse bietet der Zusammenhang zwischen Temperatur und Wachsthumsgeschwindigkeit. Ich stellte in dieser Richtung mit *E. gracilis* eine Anzahl Versuche an; da sie aber noch zu wenig zahlreich sind, um mit Bestimmtheit allgemeine Schlüsse zu gestatten und ich die Frage aus Mangel an Zeit nicht weiter verfolgen konnte, will ich sie nicht näher beschreiben, sondern nur kurz, ohne Détails, die Methode angeben, welche ich anwandte.

Von einer grösseren Anzahl gleichzeitig angelegter Kulturen wurde ein Theil in ein ungeheiztes Zimmer (mittlere Temperatur 16° C.), ein anderer in einen Thermostaten von 24° C., ein weiterer in einen solchen von 30° C. gestellt und dann in gewissen Intervallen die einzelnen Kulturen miteinander verglichen, indem mittelst eines Blutkörperchenzählapparates die Anzahl der durch Vermehrung der Stammexemplare im cmm Flüssigkeit entstandenen Euglenen bestimmt wurde.

Die äusseren Bedingungen (excl. Temperatur) wurden möglichst gleich gestaltet: zu allen Kulturen wurde ein und dieselbe (und zwar bakterienfreie!) organische Nährlösung von genau bekannter chemischer Zusammensetzung und Quantität benutzt; alle Gläser waren von derselben Form und Grösse und wurden mit einer

möglichst gleich grossen Zahl Euglenen geimpft; sämmtliche Nährlösungen wurden verdunkelt, um etwaige Unterschiede in der CO_2-Assimilation zu eliminiren u. s. w.

Die wenigen in der Weise ausgeführten Experimente zeigten deutlich, dass die Vermehrungsgeschwindigkeit der *E. gracilis* in ausserordentlich hohem Grade von der Temperatur abhängt. Man fand z. B. in einer bei 24° C. gehaltenen Kultur nach Ablauf von ca. 8 Tagen über 500 mal soviel Individuen (2650 Stück) per cmm als in einer entsprechenden Kultur, die bei 16° C. gestanden hatte.

Ferner erwies sich auch das Quantum der Nährlösung als von grossem Einfluss; doch kann ich an dieser Stelle nicht weiter darauf eingehen, verzichte auch auf einige Erörterungen theoretischer Natur.

Die drei Cardinalpunkte der Temperatur (Minimum, Optimum, Maximum) wurden nicht bestimmt; eine genaue Feststellung ist überhaupt nicht möglich wegen der allmählich platzgreifenden chemischen Veränderung der Nährlösung.

C. Die Dauercysten.

Die Dauercysten der *E. gracilis* sind von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt. Der mit grossen Paramylonkörnern dicht erfüllte Weichkörper der Euglene liegt kugelförmig contrahirt innerhalb einer zwei- bis dreischichtigen Membran. Dieselbe wird ursprünglich als weicher Schleimmantel, bei mehrschichtigen Cysten unter verschiedenen Perioden, vom Plasma durch die Zellhaut hindurch secernirt und erhärtet allmählich zu einer festen schützenden Hülle, deren Contouren mit zunehmendem Alter schärfer hervor treten.

Durchmesser	des protoplasmat. Inhalts . . .	17—20 μ
	der äussern Begrenzung der Cyste	23—27 μ
Dicke der Membran ca.		3 μ

In grösseren Cysten, also in Ruhe, findet häufig noch eine nachträgliche Zweitheilung, sehr selten Viertheilung des Inhalts statt; dabei werden nach jeder, ersten bezw. zweiten, Theilung neue Schleimhüllen ausgeschieden. Die letztgebildete dieser Hüllen ist jeweilen die dickste und stellt die eigentliche Wand der Cyste dar. Die Sprösslinge werden aus diesen Pseudotheilungscysten nicht frei nach ihrer Entstehung und ihre starke Membran lässt sie stets

leicht von gewöhnlichen Theilungszuständen unterscheiden (Fig. 5, Taf. VI).

Die wichtigste Bedingung für die Encystirung ist der Mangel an Nahrung. Langsames Eintrocknen der Nährlösung, ev. auch ihre chemische Veränderung durch Pilze und Bakterien kommen erst in zweiter Linie, Temperaturerhöhung, an sich, überhaupt nicht in Betracht. Aber selbst der Nahrungsmangel muss bei diesen zählebigen Organismen schon eine beträchtliche Intensität erreichen. In einer Erbsenwasserkultur (2 Erbsen auf 100 ccm Wasser) fanden sich nach $7^1/_2$ Monaten neben zahllosen Ruhezuständen noch viele, allerdings etwas kümmerlich aussehende, freischwimmende Euglenen vor. Bei der Kultur im Thermostaten (24 ^{0} C.) ist mit der intensiven Vermehrung auch ein starker Nahrungsverbrauch verknüpft; die Cystenbildung beginnt daher im Allgemeinen früher als bei gewöhnlicher Temperatur; indessen kann ich hierüber keine vergleichenden Beobachtungen mittheilen.

In der Regel geht die Mehrzahl der Euglenen ungefähr gleichzeitig in den Cystenzustand über. Die ursprünglich lebhaft grüne Farbe der Form *a* verblasst auffallend stark und macht einem schmutzigen bräunlichen Grün Platz. Die Grösse der Chromatophoren wird reducirt und rothgefärbte Degenerationsproducte des Chlorophylls, Fetttropfen (?), grosse Paramylonkörner u. s. w. erfüllen die Zelle. Eine Färbung der Cystenhaut, wie sie Khawkine (86, p. 357/58) von *E. viridis* beschreibt, wurde bei *E. gracilis* nie beobachtet.

Khawkine bemerkt von den Euglenen sehr zutreffend. „Ils possèdent au plus haut degré le don de supporter l'épuisement." Darum gelingt es nicht leicht durch künstliche Mittel, z. B. durch Nahrungsmangel Euglenen, die in kräftiger Entwickelung begriffen sind, in den Dauerzustand überzuführen. Die hierzu erforderliche Zeitdauer nimmt mit zunehmendem Alter der Kultur ab, ist aber immer sehr beträchtlich. Z. B. wurden möglichst viele Euglenen aus einer älteren Kultur in eine Uhrschale gebracht und in feuchter Kammer an das Licht gestellt: sie encystirten sich erst nach drei Wochen.

Die Keimung der Ruhezustände ist in manchen Beziehungen beachtenswerth. Sie vollzieht sich in der Weise, dass die Cystenhaut unter Wasseraufnahme verschleimt, während die eingeschlossene Euglene zu neuem Leben erwacht, sich zu bewegen anfängt, aus der kugeligen in die langgestreckte Form übergeht, zu-

letzt die Hülle sprengt und nach Ausbildung ihrer Cilie in das umgebende Wasser ausschwärmt.

Gewöhnlich findet vor dem Austritt aus der Cyste noch eine Theilung in zwei, höchstens in vier Sprösslinge statt. Die Theilproducte bewegen sich im Innern der mütterlichen Membran nach jeder Richtung ungehindert, bis sie endlich frei werden. Eine solche Dauercyste mit Viertheilung des Inhalts (Fig. 6, Taf. VI) unterscheidet sich somit wesentlich von ähnlich aussehenden Theilungscysten der *E. viridis*. Bei *E. gracilis* folgt auf die erste Zweitheilung direct die zweite; dazwischen liegt keine Periode des Heranwachsens, und secundäre Hüllen werden nicht ausgeschieden.

Der Keimung der Ruhezellen von *Astasia ocellata* geht keine Theilung des Inhaltes voraus; jede Cyste entlässt immer nur einziges Individuum (Khawkine 85, p. 48).

Das Freiwerden aus den Cysten geschieht, wenn sich die Umgebung so verändert, dass wiederum günstige Bedingungen für die Ernährungs- und Fortflanzungsthätigkeit der Euglenen geschaffen sind. Darum kann man die Dauerzustände der grünen und der farblosen Form der *E. gracilis*, ohne sie vorher zu trocknen, jederzeit durch Zufuhr organischer Nahrung zur Keimung bewegen. Sehr schnell, oft schon nach 16 Stunden verlassen die Euglenen ihre Hüllen, wenn sie mit Erbsenwasser begossen werden; geeignet sind zu demselben Zweck Heudecoct, Pepton-, Fleischextract-, Traubenzucker-, Maltoselösungen u. s. w.

Beim Uebertragen in frisches (kalkhaltiges) Brunnenwasser keimen die Cysten der *E. gracilis* nicht; im Gegensatz zu den Cysten vieler anderer Flagellaten. Cfr. Fisch (85).

Besondere Fälle:

1. Die Dauercysten der Form α keimen am Licht auch in Lösungen unorganischer Salze z. B. in 0,4 % Knop'scher Nährlösung. Der Vorgang kann durch Temperaturerhöhung etwas beschleunigt werden, braucht aber auch dann mehr Zeit (etwa 6 Tage) als in organischen Flüssigkeiten (ca. 1 Tag). In Knop-scher Nährlösung im Dunkeln, selbst bei Combination mit erhöhter Temperatur findet die Keimung nicht statt.

2. Die Dauerzustände der Form γ (in einer alten Erbsenwasserkultur) keimten ohne Zufuhr von frischer Nahrung, als sie dem Lichte oder bei Lichtabschluss höherer Temperatur ausgesetzt wurden. Im ersten Falle lösten die Euglenen ihr

Paramylon auf und verliessen nach 72 Stunden ihre Hüllen, bildeten Chloroplasten aus und fingen an, sich lebhaft zu vermehren, offenbar auf Kosten der Kohlensäure und der übrig gebliebenen Salze.

Mit getrockneten Cysten wurden nur wenige Versuche angestellt. Sie hatten einen negativen Erfolg. Es scheint, dass die encystirte *E. gracilis* keine lange Trockenheit ertragen kann. Nach Klebs (83, p. 283) keimen die getrockneten Euglenencysten, wenn sie mit blossem Wasser befeuchtet werden. Bei *E. viridis β olivacea* werden aber „die eingekapselten Individuen schneller frei, wenn man sie mit Mistdecoct übergiesst, ein Zeichen, dass diese Form an solche Nährflüssigkeit in gewisser Weise gebunden ist.“

III. Die Ernährung.

A. Das Verhalten gegen freie Säure.

Das Verhalten der Algen in Säurelösungen ist von Migula (88) für einige Fälle untersucht worden[1]). Dabei stellte sich heraus, dass die meisten grünen Algen gegen Säure ausserordentlich empfindlich sind. Speciell *Spirogyra orbicularis* wird getödtet, wenn von freier Säure eine grössere Menge als 0,05 % im Wasser enthalten ist[2]).

E. gracilis verhält sich ganz anders; sie erträgt, verglichen mit den genannten Organismen, ausserordentlich viel freie Säure.

Es wurden hauptsächlich organische Säuren und zwar Citronensäure, Aepfelsäure, Weinsäure und Oxalsäure benützt; die farblose und die grüne Form der *E. gracilis* verhalten sich, wie es scheint, genau gleich in Bezug auf die zulässige Concentration.

Ich begnügte mich damit, die obere Grenze, welche der Säuregehalt erreichen darf, bevor der Tod eintritt, angenähert festzustellen; die specifischen Einwirkungen der Säure auf die Lebenserscheinungen wurden nicht im Einzelnen geprüft.

Orientirungsversuche: Es wurde jeweilen ein kleines Volumen euglenenreicher gewöhnlicher Kulturflüssigkeit mit einer gleichen Quantität einer 0,5—20 % Lösung der organischen Säure gemischt, so dass sich nachher die Organismen in einer halb so

1) Cfr. auch Molisch (96).

2) Ungefähr dieselbe, vielleicht noch etwas grössere Empfindlichkeit zeigt, wie ich aus einigen Versuchen schliessen darf, *Polytoma uvella* Ehbg.

concentrirten (0,25—10 %) Säurelösung befanden. Dabei zeigten sich reglmässig folgende Erscheinungen.

Kurz nach dem Uebertragen in die Säure sinken die Euglenen langsam auf den Boden des Versuchsgläschens, denselben mit einer Kruste überziehend. Ihre Schwimmbewegung wird sistirt, die Geissel abgeworfen und viele Individuen sterben schneller oder langsamer ab. War aber die Säure nicht zu stark, so erholen sich manche der scheintodten Euglenen wieder, bilden ihre Cilien von von neuem aus und vertheilen sich gleichmässig in der ganzen ihnen zu Gebote stehenden Flüssigkeit. Die grüne Farbe der abgestorbenen wird durch die Säure bald zerstört und geht durch Gelb- und Braungrün in Weiss über; die Farbe der überlebenden wird nicht beeinflusst. Häufig kann man beobachten, dass die Euglenen das vor dem Versuch meist vorhanden gewesene Reserveparamylon aufzehren und dann bei schwacher Vergrösserung durchsichtiger grün erscheinen. Die Organismen werden offenbar in ihrer gewohnten Assimilation momentan gestört und verzehren darum zunächst ihren Vorrath an Reservestoff; später, wenn sie sich an die neue Umgebung gewöhnt haben, füllen sie sich wiederum damit. Die Paramylonkörner der abgestorbenen Exemplare werden durch die Säure nicht verändert.

Was die einzelnen Säuren angeht, so schadet

1. die Citronensäure am wenigsten.

0,5—2 % sind unschädlich, sogar Nahrungsmittel; in 3 und 4 % waren nach 88 Stunden noch viele Euglenen am Leben; in 4 und 5 % nach 5 Tagen manche in freier Bewegung; in 5 und 6 % selbst nach 17 Tagen einige noch nicht abgestorben.

Interessant ist die Art und Weise, wie die Euglenen durch starke (10—20 %) Citronensäure getödtet werden. Der Körper zieht sich zusammen, wird schmäler und länger, dabei unbeweglich; Die Begrenzungslinien der Hauptvacuole und des Membrantrichters treten scharf hervor. Die Farbe erscheint in Folge der dichter gewordenen Lagerung der Chloroplasten dunkler grün. Nun wird die Cilie abgeworfen und verquillt sehr rasch; die Hauptvacuole sinkt zusammen und verschwindet ebenfalls und die Zelle ist todt. Gleich darauf erfolgt eine bedeutende Streckung und Verbreiterung der abgestorbenen Euglene. Schliesslich zerfällt auch das Stigma und die grüne Farbe der Chromatophoren wird durch die Säure zerstört. — Ein Individuum zeigte in den einzelnen eben beschriebenen Phasen die folgenden Dimensionen.

	Länge	Breite
1. Lebend	48,5 μ	6,0 μ
2. Starr, kontrahirt	57,8 μ	4,6 μ
3. Nach dem Tode	67,0 μ	5,7 μ

Auf eine Erklärung dieser Erscheinungen verzichte ich; sie sind wahrscheinlich rein physikalischer Natur.

2. Weinsäure.

Resultat der Versuche.

<table>
<tr><th>Procentgehalt an freier Säure</th><th>0,5 %</th><th>1 %</th><th>2 %</th><th>4 %</th><th>6 %</th><th>10 %</th></tr>
<tr><td>Nach 2 und nach 4 Stunden</td><td colspan="5">alle Euglenen auf den Boden des Glases gesunken; denselben in einer grünen Schicht bedeckend</td><td>alle E. todt; brauner Bodensatz</td></tr>
<tr><td>Nach 24 Stunden</td><td>wenige todt; meist normal und in freier Schwimmbewegung</td><td>ca. 2/3 freischwimmend; 1/3 todt, geplatzt</td><td>ca. die Hälfte todt; die andere normal u. manche E. freischwimmend</td><td colspan="2">die Mehrzahl todt; meist nicht geplatzt, weil sehr schnell abgestorben</td><td>Bodensatz weisslich geworden</td></tr>
<tr><td>Nach 48, 94 Std. u. nach 14 Tagen</td><td>ebenso</td><td>ebenso</td><td>ebenso; nur im Bodensatz freie Euglenen</td><td colspan="2">ebenso; kaum noch eine Euglene am Leben</td><td>—</td></tr>
</table>

3. Aepfelsäure.

Die Euglenen verhalten sich dieser Säure gegenüber ähnlich wie gegen die Weinsäure. Nach 42 Stunden in 0,5—1 % alle, oder wenigstens die Mehrzahl der Euglenen unverändert, in 2 % nur noch wenige, in 4 % keine mehr am Leben.

4. Oxalsäure ($C_2H_2O_4 + 2H_2O$).

Sie wirkt, wie nicht anders zu erwarten war, verhältnissmässig sehr giftig. In 1- und mehrprocentiger Lösung geht *E. gracilis* nach wenigen Minuten zu Grunde und verfärbt sich bräunlich. Nach 48 Stunden waren in 1 proc. Lösung keine, in 0,5 und 0,25 proc. nur noch wenige Individuen am Leben; in der 0,25 proc. Lösung

sahen die lebend gebliebenen nach 72 Stunden wieder ganz normal aus.

Zur Controle der im Miniaturmaasstab, aber für unsre Zwecke genügend exact, ausgeführten Orientirungsversuche, wurden auch grössere Kulturen der *E. gracilis* in organischen Nährlösungen mit einem bestimmten Säuregehalt angelegt. Etwaige Bindung eines Theils der Säure durch die vorhandenen Nährsalze kommt nicht in Betracht.

Die Resultate stimmten mit den vorigen überein. Die Euglenen vermehrten sich ohne Nachtheil, wenn die Nährlösung (Erbsenwasser) 1—2 % Citronensäure, weniger gut, wenn sie 0,5—1 % Weinsäure, nur schlecht, wenn sie 0,2 % Oxalsäure enthielt. Sie wuchsen sogar noch ziemlich kräftig in einer mit Pepton versetzten 4proc. Citronensäurelösung und wahrscheinlich liessen sie sich an noch höhere Concentrationen gewöhnen.

Gegen unorganische Säuren ist die *E. gracilis* wohl viel empfindlicher als gegen die genannten organischen. Ich stellte aber in dieser Richtung keine genauen Versuche an:

Einem grössern Volumen (50 ccm) guter organischer Nährlösung wurden je einige Tropfen der conc. Mineralsäure zugesetzt und nach dem Sterilisiren mit *E. gracilis* aus einer neutral reagirenden Kultur geimpft. Es zeigte sich, dass die Entwicklung sehr erschwert wird durch 1—2 Tropfen conc. Schwefelsäure, 2 Tropfen conc. Salzsäure, 6 Tropfen conc. Phosphorsäure. Vergl. auch Migula, l. c., p. 14.

Unterschiede zwischen bakterienfreien (weil säurehaltigen) und gewöhnlichen Kulturen.

Man kann ziemlich deutlich bemerken, dass die Vermehrung der *E. gracilis* in bakterienfreien organischen Flüssigkeiten erheblich kräftiger ist als cet. par. verbunden mit starker Bakterienvegetation. In manchen Fällen ist zwar eine mässige Bakterienthätigkeit entschieden vortheilhaft [1]).

Der Ausschluss der Bakterien wirkt selbstverständlich aus zwei Gründen günstig:

1. Die Stoffwechselproducte gewisser Bakterienspecies (es scheint besonders von einigen schleimbildenden zu gelten) sind direct schädlich für die Euglene.

1) Aehnliches beobachtete schon Beyerinck (90).

2. Wenn zu viel Spaltpilze anwesend sind, so verbrauchen dieselben einen grossen Theil der Nährstoffe für sich, welcher sonst der Euglene zu gute kommen würde.

Die Ausbildung des Paramylons beginnt in den unreinen Kulturen durchschnittlich früher als in den bakterienfreien.

B. Die Art und Weise der Ernährung.

In *Euglena gracilis* haben wir einen Organismus vor uns, der sich je nach den Lebensbedingungen autotroph oder heterotroph ernähren kann. Es ist hier nicht der Ort, im Einzelnen die biologischen Verhältnisse, welche die Gruppe der Eugleniden aufweist, zu schildern[1]). Es können nur einige Punkte, welche für die Beurtheilung der *E. gracilis* von Werth sind, zur Sprache kommen. Bis jetzt ist diese Species nur wenig beachtet und daher nichts Näheres von ihr bekannt geworden. In der freien Natur erscheint sie wohl fast immer in der bekannten zart grünen Form, die Klebs zuerst beschrieben hat. Bei den Kulturversuchen im Laboratorium stellte sich aber bald heraus, dass die äussere Erscheinung ausserordentlich wechseln kann, indem sich die Euglene in hohem Grade den verschiedenartigsten Existenzbedingungen anzupassen vermag. Wenn sie bei Lichtabschluss in organischen Flüssigkeiten gezüchtet wird, so verliert sich die grüne Färbung vollkommen; nach kurzem Aufenthalt im Dunkeln stimmt der Habitus in allen Beziehungen mit demjenigen einer Astasia überein. Am Licht verwandelt sie sich wiederum in die typische grüne Form. In sehr reicher organischer Nährlösung können auch am Licht vorübergehend farblose Exemplare entstehen; die grosse Quantität geeigneter assimilirbarer Substanzen macht offenbar in diesem Fall die Ausbildung der Chloroplasten überflüssig, deshalb treten sie erst bei allmählichem Verbrauch der Nahrungstoffe in Function. In der freien Natur werden sich diese (rein äusserlichen) Bedingungen nur selten in so extremer Weise geltend machen und die Erscheinung der *E. gracilis* erheblich verändern. Nur ausnahmsweise wird es sich ereignen, dass an dem Wohnort für längere Zeit völlige Dunkelheit eintritt, oder, dass andererseits so reiche Nahrung zur Verfügung gestellt wird, dass die Ausbildung der Chloro-

---

1) Jede Species hat ihre besonderen Eigenthümlichkeiten; Klebs (83, p. 287 ff.) giebt davon eine zusammenfassende Darstellung.

plasten unterbleibt; dies ist der Grund, warum die farblose Form noch nie im Freien gesehen worden ist, während sie künstlich leicht erzeugt werden kann.

Das Folgende soll zunächst in Kürze die verschiedenen Ernährungsweisen, die für die *E. gracilis* in Betracht kommen, in allgemeinen Zügen schildern. Daran schliesst sich eine ausführlichere Besprechung des Ergrünens der farblosen Form und der Entstehung ungefärbter Astasia-ähnlicher Organismen aus grünen (I). Unter II sollen dann specielle Angaben über die benützten Nährlösungen folgen als Belege zu den Ausführungen sub I.

I. Allgemeines.

a) Uebersicht über die verschiedenen Ernährungsweisen.

1. Die autotrophe Ernährung.

In unorganischen Salzlösungen am Licht ernährt sich die *E. gracilis* mit Hilfe ihrer Chromatophoren. Sie assimilirt die Kohlensäure wie irgend eine grüne Pflanze unter den Bedingungen der Wasserkultur. Es wurde hauptsächlich die Knop'sche Nährlösung in Concentrationen von 0,05 bis 0,8 % angewandt, wie sie von Klebs mit Erfolg für verschiedene Euglenen benützt worden ist. Daneben kamen auch einige andere Lösungen in Betracht. Die Versuche zeigten übereinstimmend, dass sich die Euglene in Nährsalzlösungen nur langsam vermehrt. Das Wachsthum wird durch höhere Temperatur bedeutend gesteigert, darf aber auch dann noch, verglichen mit demjenigen in guten organischen Nährflüssigkeiten, als ein kümmerliches bezeichnet werden; die rein autotrophe Lebensweise tritt offenbar nur im Nothfalle in ihr Recht.

2. Die heterotrophe (saprophytische) Ernährung.

In geeigneten organischen Nährlösungen wächst *E. gracilis* während einer unbeschränkten Zeitdauer bei völligem Lichtmangel. Die Encystirung kann jederzeit durch Zufügen frischer Nährstoffe aufgehalten werden. Es ist damit erwiesen, dass eine ursprünglich grüne Euglene genau wie eine Astasia durch Verarbeitung vorgebildeter organischer Substanz leben und sich vermehren kann. Zur Herstellung der Nährlösung lassen sich sehr verschiedene Stoff-

gruppen der organischen Körper verwenden; immerhin müssen in erster Linie organische Stickstoffverbindungen berücksichtigt werden.

Interessant und ein neuer Beweis für die schon oft constatirte Genügsamkeit und Zählebigkeit der Euglenen ist die Thatsache, dass sich *E. gracilis* in Lösungen der reinsten käuflichen Citronensäure und der „chem. reinen" Zuckerarten während einiger Zeit ziemlich stark vermehrt. Dies wäre allerdings unmöglich, wenn nicht stets kleine Mengen von Stickstoffverbindungen und unorganischen Salzen die genannten Substanzen verunreinigen würden. Das Wachsthum wird in der That gleich ausserordentlich gefördert durch Zugabe einer Spur Pepton und ist sehr lebhaft in reinen Peptonlösungen. Ueber das Verhalten der Chromatophoren im Dunkeln ist bereits das Nöthige gesagt worden. Vergl. p. 155 und 163.

NB. In dunkelgestellter Knop'scher Nährlösung vermehrt sich die *E. gracilis* nicht weiter, bleibt aber wochenlang am Leben und behält ihre grüne Farbe bei; allerdings treten bei den meisten Individuen im Plasma rothe Degenerationsproducte des Chlorophylls auf. Dasselbe Verhalten ist schon für andere Species durch Klebs (83) und Khawkine (86, p. 328) festgestellt worden.

3. Die mixotrophe Ernährung.

Am üppigsten gedeiht *E. gracilis* bei einer mixotrophen Lebensweise. In organischen Nährlösungen am Licht ist die Vermehrung eine ausserordentlich kräftige und die ganze Zelle durch grosse Chloroplasten entweder wunderschön satt- oder auch etwas gelblichgrün gefärbt.

Bei dieser Lebensweise wird wahrscheinlich der grössere Theil der nothwendigen Kohlenstoffverbindungen direct der Umgebung entnommen und nur der kleinere Theil durch die Thätigkeit der Chromatophoren gebildet. Es ist auch nicht ausgeschlossen, dass das Licht nicht nur aus dem Grunde ausserordentlich fördernd auf die Vermehrung einwirkt, weil es die CO_2-Assimilation ermöglicht, sondern, dass es in noch anderweitiger bis jetzt unbekannter Weise in die unendlich verwickelten Stoffwechselprocesse beschleunigend eingreift.

b) Die Umwandlung der farblosen *Astasia*- in die grüne *Euglena*-Form und umgekehrt.

Es erübrigen noch einige genauere Angaben über die Schnelligkeit des Ergrünens bezw. Verblassens und die Abhängigkeit vom Nährsubstrat.

1. Die Ergrünung der farblosen Form.

Schon in der ersten Zeit, als ich mich mit *E. gracilis* beschäftigte, fiel mir wiederholt auf, dass sich Kulturen der Form γ (die ich damals noch für eine besondere Euglenenspecies hielt) am Licht schön grün färbten, indem sich die farblosen Euglenen in kurzer Zeit durch Uebergänge der Form β in die typische Form α verwandelten.

Weil ein so merkwürdiges Verhalten noch von keiner Euglenenspecies[1]) bekannt war, so musste demselben grössere Beachtung geschenkt werden. Um den Einwand zu beseitigen, dass es sich bei den ersten Experimenten vielleicht um zwei verschiedene Organismen gehandelt habe, von denen je nach dem Aufenthalt im Dunkeln bezw. am Licht der eine oder der andere zur Alleinherrschaft gelangt sei, wurden die Versuche mit absolut reinen Kulturen wiederholt.

Sie ergaben wiederum das Resultat, dass die *E. gracilis* sowohl in einer grünen als in einer farblosen Form auftreten kann.

Zur Erläuterung will ich ein Experiment etwas ausführlicher beschreiben. In Erbsenwasser, das mit einigen Euglenen aus einer Reinkultur der Form α oder γ geimpft und ins Dunkle gestellt wird, entwickelt sich regelmässig in 2—3 Wochen eine reiche Euglenenvegetation, und zwar stets der farblosen Form. Wird nun eine solche Kultur, im übrigen unverändert, dem hellen Tageslicht ausgesetzt, so macht sich oft schon am anderen Tage, besonders wenn sich die Euglenen in Folge ihrer Phototaxis auf einen kleinen am hellsten beleuchteten Raum am Boden des Glases angesammelt haben, eine schwache aber deutliche Grünfärbung der Flüssigkeit bemerkbar. Die Organismen zeigen bei starker Vergrösserung einen grünen Schimmer über den Paramylonkörnern.

---

1) Die Arbeit von Krüger (Zopf's Beitr. z. Physiologie, IV, 1894) „Ueber einige aus Saftflüssen rein gezüchtete Algen" kam mir leider erst nach Abschluss meiner Untersuchung zu, so dass ich sie nicht mehr gebührend berücksichtigen konnte. Krüger constatirte bei einigen niederen Algen (*Chlorella* u. s. w.) in Bezug auf ihren schwankenden Chlorophyllgehalt analoge Verhältnisse wie ich bei *E. gracilis*.

Die Grenzlinien der einzelnen Chloroplasten werden aber erst nach Anwendung von Tinctionsmethoden deutlich; doch schon nach wenigen Tagen sind die Chromatophoren so weit ausgebildet, dass man eine derartige, zuerst im Dunkeln gehaltene, Kultur in keiner Weise mehr von einer Lichtkultur der Foım α unterscheiden kann.

Das Ergrünen findet auch noch bei hohem Alter der seit der Impfung verdunkelt gewesenen Kultur statt. In 7 1/2 und 11 1/2 Monate alten Erbsenwasserkulturen, worin sich die Euglenen schon längst aus Nahrungsmangel encystirt hatten, entwickelte sich am Licht binnen weniger Tage von neuem eine reiche Vegetation. Die Euglenen verliessen ihre Cysten und begannen sich sofort energisch zu vermehren. Der Reservestoff wurde aufgelöst und die Leukoplasten in grosse Chloroplasten verwandelt, welche die Kohlensäure assimilirten und unter Zuhilfenahme der noch übrig gebliebenen unorganischen Salze die zur Zellvermehrung nöthigen organischen Substanzen lieferten. Erst nach einigen weiteren Wochen trat, also zum zweiten Male in derselben Kultur und diesmal definitiv, der Cystenzustand ein.

Die beschriebenen Vorgänge gelten, mit wenigen, später zu erörternden Ausnahmen, nicht nur für Erbsenwasser, sondern für beliebige Kulturen der Form γ. Die zum Grünwerden erforderliche Zeitdauer beträgt durchschnittlich 8, für Erbsenwasser im Minimum 3 helle Tage.

Ueber die Entstehung der Pyrenoide (Paramylonkerne) kann ich leider nichts mittheilen. Höchst wahrscheinlich vermehren sie sich durch Zweitheilung und sind schon in den Leukoplasten angelegt; denn sehr frühzeitig kann man in den sich ausbildenden Chloroplasten ein farbloses Centrum, den Ort des später deutlich entwickelten Pyrenoids wahrnehmen [1]).

Ist auch der Lichtzutritt als erste und unerlässliche Bedingung für das Ergrünen zu bezeichnen, so ist doch die Ausbildung des Chlorophylls selbstverständlich noch an gewisse andere Bedingungen geknüpft. Aus vielen Beobachtungen und Versuchen geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass die volle Entwickelung der Chromatophoren von der Gegenwart genügender

1) Die Untersuchungen über das Entstehen der Chloroplasten geschehen am einfachsten, bequem und schnell dadurch, dass man die Euglenen mit Jodjodkalium fixirt und dann in 10 % Kalilauge das die Beobachtung erschwerende Paramylon auflöst. Die Quellung ist bei vorausgegangener Fixirung nicht zu stark und hat zugleich den Vortheil, dass die Chromatophoren leichter sichtbar werden.

Mengen unorganischer Salze und zwar hauptsächlich N-Verbindungen abhängig ist.

Die interessante Frage lässt sich bei dem derzeitigen Stande der Kulturmethoden allerdings nicht sicher beantworten, und complicirt sich dadurch, dass es kaum gelingt, Bedingungen für das Ergrünen ohne gleichzeitige lebhafte Vermehrung herzustellen. Es mögen daher folgende Andeutungen genügen.

Bei allzu grossem Mangel an Salzen ist das Wachsthum überhaupt gehemmt, z. B. in reinen Zuckerlösungen und in verdünntem käuflichen Himbeersaft. Die Euglenen vermehren sich nur während einiger Zeit ziemlich kräftig; dann füllt sich der Körper mit viel Paramylon (? Analogie zur Stärkekrankheit der Phanerogamen), Excretkörnchen u. s. w. und stirbt langsam ab.

Ganz anders gestaltet sich die Sache, wenn dem Himbeersaft Salze, und zwar spec. Ammoniumverbindungen zugesetzt werden. Dann geht die Vermehrung in der lebhaftesten Weise vor sich und ist ebenso kräftig wie in den besten Nährlösungen.

Zur näheren Erläuterung will ich eine instructive Versuchsreihe beschreiben.

Eine Anzahl Doppelschalen wurden zweimal je zwei Stunden in dest. Wasser ausgekocht, um die an den Glaswänden eventuell trotz des Reinigens haften gebliebenen Stoffe aufzulösen, dann mit ein und derselben gut gemischten sterilisirten Himbeersaftlösung (5 ccm käufl. Syrup[1]) auf 95 ccm dest. Wassers) beschickt. Den einzelnen Gläsern wurden nun verschiedene, durch mehrmaliges Umkrystallisiren gereinigte unorganische Salze oder Salzgemische, je ca. 0,05 %, beigegeben, nochmals sterilisirt, nach dem Erkalten mit Euglenen (Form α) geimpft und in helles diffuses Tageslicht gestellt.

Schon nach 8 Tagen zeigten die einzelnen Kulturen bedeutende Unterschiede in der Quantität und in der grünen Färbung der Euglenen. Die Differenzen steigerten sich rasch und nach etwa 14 Tagen ergab sich mit Deutlichkeit folgendes Resultat:

1. In Himbeersaft ohne Zusatz von Salzen (3 Kulturen) oder bei blosser Zugabe von KH_2PO_4 (2 K.), $Ca_3(PO_4)_2$ (1 K.), $MgSO_4$

---

1) Gewiss nicht immer unverfälschter Himbeersaft! In garantirt echtem, nur mit Zucker gekochtem Saft werden die Euglenen ganz bedeutend schöner grün, immerhin nicht so schön, wie z. B. in Aepfelsaft. Frische Himbeeren konnte ich mir damals (November) nicht verschaffen.

(2 K.), $NaCl$ (1 K.), KNO_3 (2 K.) bildeten die Euglenen einen ganz weissen, höchstens gelben Bodensatz (Form γ) und hatten sich relativ nur sehr schwach (am besten in den Kulturen mit KNO_3) vermehrt; die Paramylonbildung war ausnahmslos abnorm stark, das Plasma mit Excretkörnchen gefüllt und die Organismen entschieden einem langsamen Tode verfallen.

2. Im Himbersaft, welcher NH_4NO_3 (2 K.), oder NH_4Cl (3 K.), $(NH_4)_2SO_4$ (2 K.), $(NH_4)H_2PO_4$ (2 K.) enthielt, hatte sich eine reiche Euglenenflora entwickelt. Die Chloroplasten waren in typischer Weise ausgebildet und die Flagellaten bevölkerten in dichten Schaaren die ganze Flüssigkeit, nicht nur den Boden des Glases.

3. Besonders günstig wirkte selbstverständlich die Anwesenheit von Stickstoff- und Phosphorverbindungen. Die grösste Zahl von Euglenen enthielten zwei Kulturen, von denen die eine mit $(NH_4)_2SO_4 + KH_2PO_4 + MgSO_4$, die andere mit $NH_4H_2PO_4 + MgSO_4$ ausgerüstet war.

Diese Versuche sprechen zu Gunsten der Annahme, dass die Ergrünung der farblosen Form resp. die Ausbildung der Chloroplasten nur bei Gegenwart von N- und zwar Ammonium-Verbindungen geschieht. Immerhin steht die Hypothese einstweilen noch auf schwachen Füssen und muss erst durch weitere Experimente gestützt werden.

2. Das Farbloswerden der grünen Form.

Man kann hauptsächlich auf zwei Arten aus grünen Euglenen farblose erzeugen; entweder durch Verdunkelung einer vorher am Licht gehaltenen Kultur, oder am Licht durch Zugabe sehr reicher organischer Nahrung.

1. Farblose Euglenen durch Verdunkelung einer vorher am Licht gehaltenen Kultur. Wenn man eine Kultur der *E. gracilis α* in organ. Nährlösung aus dem Licht ins Dunkle stellt, so verschwindet die grüne Färbung der Euglenen allmählich. Die Chromatophoren verlieren ihren polygonalen Umriss, werden kleiner und runden sich kreisförmig ab; zwischen ihnen werden grosse Plasmalücken sichtbar. Der Chlorophyllgehalt nimmt stetig ab und zuletzt zeigen die Organismen nur noch kleine mehr oder weniger deutlich erkennbare Leukoplasten. Das Paramylon wird in den ersten Tagen nach der Verdunkelung aufgelöst, später dann wieder

gebildet. Im Minimum sind zu diesem Versuche 10 Tage Lichtabschluss erforderlich.

Das Experiment gelingt selten tadellos. Die grüne Farbe der Kultur verblasst zwar im Dunkeln schnell sehr beträchtlich; aber die einzelnen Euglenen behalten oft noch lange ihr grünes Aussehen bei. Die Form α wird zu β und nur wenige Individuen zur typischen Form γ. Im Plasma häufen sich gewöhnlich viele rothe Degenerationsproducte des Chlorophylls an. Es scheint also, dass der Chlorophyllfarbstoff durch die Dunkelheit zerstört wird, ins Plasma übertritt und vielleicht zuletzt durch den Membrantrichter ausgeschieden wird.

Einfacher, und stets mit grösster Sicherheit, gelangt man auf etwas modificirtem Wege zum gewünschten Ziele. Man impft eine sterilisirte organische Nährlösung mit der rein grünen Form α und stellt die Kultur ins Dunkelzimmer oder noch besser in einen verdunkelten Thermostaten; dann enthält oft schon nach 7—14 Tagen jeder Flüssigkeitstropfen viele, und zwar vollkommen farblose Euglenen von der Form γ. Infolge einer fortgesetzten Vertheilung des Chlorophylls auf schliesslich viele Tausende von Nachkommen, besitzen die Euglenen nur noch kleine Leukoplasten; jedenfalls findet im Dunkeln keine Neubildung des Pigments und wohl auch eine Reduction der Bildung von Stromasubstanz statt.

2. Farblose Euglenen am Licht. Wenn man *E. gracilis* α aus einer ziemlich erschöpften Nährlösung in eine frische sehr reiche organische Flüssigkeit überträgt, aber am Lichte belässt, so treten namentlich in den ersten paar Tagen der jungen Kultur neben der typischen Form α, und mit ihr durch alle Uebergänge der Form β verbunden, sehr viele ganz farblose Individuen auf; nicht selten beträgt ihre Zahl weit mehr als die Hälfte aller anwesenden. Mit dem allmählichen Verbrauche der organischen Nahrung (oder mit der Gewöhnung an die concentrirte Lösung) wird der Procentsatz der ungefärbten Exemplare rasch kleiner und nach kürzerer oder längerer Zeit findet sich nur noch die für Lichtkulturen charakteristische Form α[1]).

Am Licht farblose Euglenen kann man leicht in conc. Erbsenwasser und sehr regelmässig während der ersten Tage in Fleisch-

1) Parallele Erscheinungen beobachtete Krüger (l. c.) bei *Chlorella protothecoides* und *Chlorothecium saccharophilum*; die grüne Farbe dieser Algen tritt erst mit Erschöpfung des Nährsubstrates deutlich hervor.

extractlösung constatiren. Es ist so gut wie ausgeschlossen, dass die letztgenannte Flüssigkeit etwa in Folge ihrer dunkeln Farbe das Ergrünen verhindert. In ebenso braun gefärbtem Heu- oder Torfdecoct u. s. w. sind die Euglenen immer sehr schön grün und mit zunehmendem Verbrauch der organischen Stoffe geschieht die Ausbildung der Chloroplasten ja auch in Fleischextractlösung.

II. Specielle Angaben.

a) Zusammenstellung der benützten Nährlösungen und Nährböden.

Erläuterungen zur Tabelle.

1. Die beigefügten Angaben über den Nährwerth bezw. die Wachsthumsgeschwindigkeit stützen sich auf makroskopische Beurtheilung der Euglenenvermehrung bei Zimmertemperatur. Es genügt dies, um ein annähernd richtiges Bild von der Schnelligkeit des Wachsthums in den verschiedenen Nährlösungen zu geben. Genauere Bestimmungen müssten (bei constanter Temperatur) mit Zählapparaten ausgeführt werden und nehmen sehr viel Zeit in Anspruch.

2. Es bedeutet:

s. g. = sehr gut,
g. = gut,
z. g. = ziemlich gut,
r. s. = relativ schlecht,
s. = schlecht,

a = dass keine Rücksicht auf die Bakterien genommen wurde,
b = bakterienfreie Kulturen.

α (*E. gracilis* α) = Kulturen am Licht; also Ernährung rein auto- oder mixotroph.
γ (*E. gracilis* γ) = Kulturen im Dunkeln; also Ernährung rein heterotroph.

3. Die in Klammern gesetzten Nährlösungen dienen zum Vergleich mit der jeweilen unmittelbar darüberstehenden.

I. Flüssigkeiten.

A. Unorganische Nährlösungen (α, b, r. s.).

1. Knop'sche Nährlösung.

Zusammensetzung: 4 Th. $Ca(NO_3)_2$, 1 Th. KH_2PO_4, | 1 Th. $MgSO_4 + 7 H_2O$, 1 Th. KNO_3.

2. Nährlösung ohne Calcium.

In der Knop'schen Nährlösung statt $Ca(NO_3)_2$: $Na_2HPO_4 + 12 H_2O$.

B. Organische Nährlösungen.

a) Lösungen von bestimmter Zusammensetzung.

α) Flüssigkeiten, die hauptsächlich organische N-Verbindungen enthalten.			
1. Pepton (1—10 %)	α u. γ	a u. b	s. g.
2. Asparagin (1—2 %)	γ	b	z. g.
(Asparagin in Knop'scher Nährlösung)	α	b?	z. g.
3. Protogen (1 %)	γ	b	z. g.
(Protogen + Acid. citr. je 1 %)	α u. γ	b	g.
4. Liquor ferri albuminati (verdünnt)	γ	a	g.
β) Kohlenhydrate (Zuckerlösungen etc.).			
1. Dextrose	α u. γ	b	g.
2. Lävulose	α	b	r. s.
3. Rohrzucker	α u. γ	b?	s.
4. Maltose	α u. γ	b	z. g.
5. Milchzucker	α u. γ	b	z. g.
6. Raffinose	α u. γ	b	z. g.
7. Stärkelösung (Arrowroot)	α u. γ	a	s.
Anhang: Ferrum sacchar.	γ	a	r. s.
Amylum solub. (0,5 %)	γ	a	s.
Glykogen (1 %)	γ	a	r. s.
γ) Organische Säuren.			
1. Acid. citr. (1—2 %)	α u. γ	b	r. s.
(Acid. citr. 4 % + 0,5 % Pepton)	γ	b	z. g.

δ) Vollständige Nährlösungen (Pepton + Kohlenstoff). b.

Dieselben enthalten:

1. Pepton (N-Quelle).
2. Kohlenstoff { CO_2 am Licht (α). / Zucker oder organische Säuren im Dunkeln (γ) (oder am Licht [α]).
3. Unorganische Salze.

Ausgezeichnete Nährlösungen waren z. B.:

1. { 0,5 Pepton, 0,5 Traubenzucker, 0,2 Citronensäure, 0,02 $MgSO_4 + 7 H_2O$, 0,05 KH_2PO_4, 100 Wasser. } oder 2. { 1,00 Pepton, 0,40 Traubenzucker, 0,40 Citronensäure, 0,02 $MgSO_4 + 7 H_2O$, 0,05 KH_2PO_4, 0,05 NH_4NO_3, 98,00 Wasser. }

u. s. w.

b) Lösungen von complicirterer und nicht näher bekannter Zusammensetzung.

1. Erbsenwasser	α u. γ	a u. b	s. g.
2. Malzextract (stark verdünnt)	α u. γ	b	g.
(Malzextract + 1 % Acid. citr.)	α u. γ	b	s. g.

3. Kartoffeldecoct	α	a	g.
4. Heudecoct	α u. γ	a u. b	s. g.
5. Torfdecoct	α u. γ	a u. b	g.
6. Mistdecoct	γ	a	r. s.
7. Fleischwasser	α	a	z. g.
8. Fleischextractlösung	α u. γ	a u. b	s. g.
α) Fruchtsäfte.			
1. Pflaumensaft	α u. γ	a (b)	g.
2. Aepfelsaft	α u. γ	b	g.
3. Johannisbeersaft	α u. γ	b	s. g.
4. Traubensaft (2 Weinbeeren auf 50 g H_2O)	γ	b	g.
5. Alkoholfreier Wein (zur Hälfte verdünnt)	γ	b?	z. g.
6. Himbeersaft	α u. γ	b	r. s.
(Himbeersaft + NH_4-Verbindungen)	α	b	s. g.
7. Kirschensaft	α	b	r. s.

II. Feste Substrate (Nährböden).

1. Gelatine (5—20 %)	α u. γ	b	g.
2. Gelatine mit Pepton	α u. γ	b	s. g.
3. Gelatine mit Pflaumensaft	α u. γ	b	s. g.
4. Agar-Agar (1 %) + Pepton oder Pflaumensaft	α u. γ	b	g.
(Agar-Agar 1 %)	α u. γ	b	s.
5. Infusorienerde mit vollständiger Nährlösung	α	b?	s. g.
6. See- und Quarzsand mit Nährlösung	α	b	z. g.
7. Kartoffelscheiben	α	b?	z. g.

Zusammenstellung einiger sehr guter Nährlösungen

(bakterienfreie Kulturen, Zimmertemperatur).

1. Erbsenwasser (2 %) + Acid. citr. (1 %). α u. γ.
2. Pepton (1—2 %). α u. γ.
3. Himbeersaft (5 Th. käufl. Syrup + 95 Th. Wasser) + je ca. 0,05 %: $(NH_4)_2SO_4$, KH_2PO_4, $MgSO_4$. α.
4. Fleischextract von Liebig (2proc. Lösung). α (u. γ) (für beschränkte Zeit).
5. Vollständige Nährlösungen (s. Tabelle).

b) Besprechung einzelner Fälle.

1. Autotrophe Lebensweise.

1. Knop'sche Nährlösung. Die Euglenen sind darin in typischer Weise ausgebildet, homogen grün gefärbt; der Gehalt an Paramylon ist mässig stark; die Schwimm- und Metaboliebewegungen sind lebhaft. Vermehrung schwach.

2. Ebenso verhielt sich *E. gracilis* in einer Nährlösung, die annähernd Ca-frei war. Die Frage, ob das Ca zu den unentbehrlichen Elementen gehört oder nicht, wurde nicht gelöst, weil das Wachsthum in unorganischen Salzlösungen zu schwach ist, als dass sich mit Sicherheit bei kleinen Abänderungen in der chemischen Zusammensetzung auch die Unterschiede in der Schnelligkeit der Vermehrung constatiren liessen (vergl. die exacten Versuche von Molisch 95).

3. Wahrscheinlich liessen sich unter Zuhilfenahme von Ammoniumsalzen anorganische Nährlösungen zusammensetzen, die bedeutend geeigneter wären als die Knop'sche. Ich bedaure, in dieser Beziehung nicht viele Versuche angestellt zu haben; doch unterliegt es keinem Zweifel, dass die *E. gracilis* auch bei der bestmöglichen Combination von unorganischen Salzen nie so gut gedeiht wie in einer geeigneten organischen Flüssigkeit.

2. Mixotrophe und heterotrophe Lebensweise.

Die meisten organischen Nährlösungen wurden sowohl zu Licht- als zu Dunkelkulturen angewandt; im ersten Fall, um die Euglene mixotroph, im zweiten um sie heterotroph zu ernähren. Das Folgende soll nur die interessanteren Fälle hervorheben, bald das Verhalten der Form α, bald dasjenige der Form γ berücksichtigen.

1. Kultur in Zuckerlösungen. Die Thatsache, dass reine Zuckerlösungen der Euglene als Nahrung dienen können, mit Hilfe deren sie sich ziemlich lebhaft vermehrt, beweist zunächst, wie schon früher hervorgehoben, die Genügsamkeit dieser Organismen. Allerdings beweist sie zugleich, dass die käuflichen Zuckerarten, auch die reinsten Präparate, einen relativ grossen Procentsatz Verunreinigungen an Salzen und N-Verbindungen enthalten. In 2 % Traubenzuckerlösung (Traubenzucker chemisch rein von König), besonders bei Zugabe von Citronensäure, vermehrt sich *E. gracilis* ziemlich gut, jedenfalls besser als in Knop'scher Nährlösung. Dasselbe gilt, in etwas geringerm Grade, für Maltose-, Milchzucker- und Raffinoselösungen. In Rohrzuckerlösung (Rohrzucker chemisch rein von König) ist dagegen die Vermehrung schlecht. Sie steigert sich gleich ausserordentlich, wenn Asparagin oder nur eine Spur Pepton zugesetzt wird. Bekanntlich ist der Rohrzucker bedeutend reiner und wohl daher, vielleicht auch weil er zuerst invertirt werden muss, der Euglene weniger zusagend als der Traubenzucker.

Vom Habitus der Euglene gilt (mit Ausnahme der Kultur in Traubenzuckerlösungen) das, was später von ihrer Kultur in reinen Himbeersaftlösungen gesagt werden soll.

2. Organische Säuren. Es überrascht auf den ersten Blick ausserordentlich, dass die in der Natur wahrscheinlich fast immer grüngefärbte *E. gracilis* wie ein Schimmelpilz mehrere Wochen lang in einer Lösung der reinsten käuflichen Citronensäure (Präparat von Merck) wachsen und sich vermehren kann. Dann erst macht sich der Mangel an den unentbehrlichen Salzen und N-Verbindungen fühlbar.

3. Pepton. Es wurden 1—2 % Lösungen von Pepton „depur." oder „puriss." (von Grübler) benutzt. Die *E. gracilis* wächst darin, besonders am Licht (Kohlenstoffquelle!) monatelang in üppiger Weise. Sehr vortheilhaft ist der Zusatz von 1 % Citronensäure. Die Euglenen sind in der Regel in Peptonlösungen ziemlich arm an Paramylon und häufig von schwach spindelförmiger Gestalt (vgl. Fig. 3, Taf. VI).

Leicht können auch 2-, 4-, 5- bis 10 proc. Lösungen verwendet werden. Die Euglene verhält sich in der 10 proc. Lösung wesentlich wie in der 1 proc.; nur ist in concentrirten Lösungen die Zahl der Chromatophoren oft sehr gross, bis zu 30—40 Stück in einer einzigen Zelle. Ihre Farbe ist dann ein intensives Grün, aber die Grösse sehr gering, so dass zwischen den einzelnen Scheibchen weite farblose Zwischenräume von Protoplasma sichtbar werden.

4. Fleischextract von Liebig ist in Lösungen von 1—2 % (Maximum 8 %) ein sehr gutes Nahrungsmittel. Die *E. gracilis* entwickelt sich darin, namentlich am Licht und bei guter Temperatur, zu ungeheuren Schaaren. Seltsamer Weise ist sie trotz der Beleuchtung zuerst ganz farblos und sieht vollständig wie die im Dunkeln erzeugte Form γ aus. Die vorhandenen organischen Stoffe reichen aber nicht lange für eine so starke Vegetation aus und nun werden die Organismen in kurzer Zeit schön grün. Die Leukoplasten verwandeln sich in Chloroplasten, die Form γ wird zu α und dementsprechend nehmen die von den Euglenen überzogenen Gefässwände eine tiefgrüne Farbe an. Bei heller Belichtung steigen viele Sauerstoffbläschen an die Oberfläche der Kultur, ein deutliches Zeichen, dass energisch Kohlensäure assimilirt wird. Schliesslich sind aber die meisten Nahrungsstoffe, wenigstens die zum Leben unbedingt nothwendigen, verbraucht und die Euglenen

encystiren sich oder gehen zu Grunde, werden event. von Bakterien überwuchert, da es nur schwer gelingt, in diesen Lösungen die Spaltpilze ganz auszuschliessen.

5. Beste Nährlösungen von bekannter chemischer Zusammensetzung. Die besten, und bei länger andauernder Kultur günstiger als Fleischextract wirkenden, Kulturflüssigkeiten sind diejenigen, welche ausser Pepton eine Kohlenstoffverbindung (z. B. Traubenzucker oder Citronensäure) und unorganische Salze enthalten.

Es wurde nicht versucht, die vortheilhafteste Combination und Concentration der genannten Stoffe ausfindig zu machen. Die Euglene wächst z. B. vorzüglich in den zwei in der Tabelle aufgeführten „vollständigen" Nährlösungen.

6. Flüssigkeiten von nicht näher bekannter Zusammensetzung.

a) Erbsenwasser. Das Decoct von gelben Erbsen ist vortrefflich zur Kultur geeignet. Man sterilisirt etwa zwei Erbsen in 50—100 ccm Wasser während 2—3 Stunden und impft dann mit Euglenen. Für genauere Versuche werden die Erbsen abgewogen und je 1—2 g auf 100 g Wasser genommen. Ich bezeichne solches Erbsenwasser kurz als ein-, zwei-, . . . procentig. Die Vermehrung der Form α ist darin so kräftig, namentlich in der wärmeren Jahreszeit und bei guter Beleuchtung, dass in kurzer Zeit, oft schon nach zwei Wochen, das Wasser des Kulturgefässes durch eine enorme Schaar Euglenen prächtig grün gefärbt wird.

Vermuthlich ist, abgesehen vom reichen Gehalt der Flüssigkeit an Eiweiss und Stärke, die Vermehrung deshalb so energisch, weil die nöthigen Aschenbestandtheile, spec. die Phosphorsäure, an organische Verbindungen geknüpft sind.

Bei höheren Concentrationen, in 4- und mehrproc. Erbsenwasser tritt die grüne Farbe der Form α in der Regel sehr zurück. Man kann fast immer in jungen (Licht-)Kulturen viele ganz oder beinahe farblose Euglenen, die Formen β und γ, erst später vorwiegend α finden.

b) Heuextract. Die Lösungen wurden jeweilen so gewählt, dass sie in einer Schicht von einigen Centimetern Dicke eine dunkelbraunrothe Farbe zeigten. Die Form α bildet darin ihre Chloroplasten sehr schön aus und erscheint gewöhnlich prächtig gelbgrün gefärbt.

c) Fruchtsäfte. Verdünnte Fruchtsäfte, wie Pflaumensaft, Johannisbeersaft, Aepfelsaft u. s. w. sind vorzügliche Nährlösungen für die mixotroph oder heterotroph lebende *E. gracilis*. Eigenthümlich ist, dass in verdünntem käuflichen Himbeersaft die Form *α* auch bei heller Sonnenbeleuchtung nicht grün wird. Sie bleibt entweder absolut farblos, oder ist (Mehrzahl der Individuen) sehr schwach gelb bis grünlich gefärbt. Erst bei starker Vergrösserung lässt sich über den Paramylonkörnern ein schwacher grüner Schimmer bemerken. Die Chromatophoren erweisen sich bei näherer Untersuchung als sehr kümmerlich entwickelt und kaum functionsfähig. Auch zeigt die enorme Anhäufung von Paramylon und Excretkörnchen, dass die Organismen pathologisch verändert sind. Höchst wahrscheinlich liegt der Grund in dem minimen Gehalt der Flüssigkeit an unorganischen Salzen und zwar Stickstoffverbindungen; denn die Euglenen vermehren sich ausgezeichnet und ganz normal, wenn dem Himbeersaft Ammoniumsalze oder Asparagin oder Pepton beigefügt werden. Vergl. p. 184.

d) Torfdecoct. In Torfdecoct von dunkelgelber Farbe wächst *E. gracilis* im Dunkeln und am Licht gut, wenngleich nicht so kräftig wie z. B. in Heudecoct. Der Körper ist meist nur von geringer Grösse, sehr schmal im Vergleich zur Länge und während der ersten acht Tage der Kultur oft total frei von Paramylon. Der Zellinhalt (Form *α*) besteht dann nur aus Plasma, Kern, Stigma und wohlentwickelten Chloroplasten. In etwas späterer Zeit sind die Schalen der Paramylonkerne äusserst deutlich und erst nach und nach füllt sich auch die übrige Zelle mit Reservestoff.

e) Mistdecoct. Im Mistdecoct (ziemlich schwache Lösung und Dunkelkultur) fand sich in der ersten Zeit eine sehr zierliche, lebhaft schwimmende Form der *E. gracilis γ* vor. Der Körper war sehr schmal, lang cylindrisch, das Schwanzende schwach rautenförmig zugespitzt und die ganze Zelle mit grossen, scharf contourirten Paramylonkörnern dicht angefüllt. Nach einiger Zeit machte diese elegante Form schwerfälligen, sich langsam metabolisch bewegenden dicken Euglenen Platz, welche bald zu Grunde gingen oder sich encystirten.

3. Anhang.

Auf festen Substraten ist das Wachsthum der *E. gracilis* durchschnittlich bedeutend langsamer und die Vermehrung viel geringer als in Flüssigkeiten. Dies erklärt sich schon daraus, dass

die Organismen im zweiten Fall in Folge ihrer Schwimmbewegung und wegen der leichten Vermischung der Stoffe fortwährend mit frischer Nahrung versorgt werden. Vermuthlich wirkt aber auch die Hemmung der gewohnten freien Beweglichkeit hindernd auf die Stoffwechselprocesse und damit ungünstig auf die ganze Constitution des Körpers.

Die *E. gracilis* lässt sich relativ gut auf 5—20 % Gelatine kultiviren; am Licht, und wenn noch Nährstoffe, Pepton oder Pflaumensaft zugesetzt werden, bekommt man bald kleine palmellenähnliche Euglenenhäufchen. Die Membran theilt sich bei genügender Consistenz der Unterlage im ruhenden, nicht, wie sonst, im beweglichen Zustande. Die Einzelheiten sind bei der Besprechung der Theilungsvorgänge bereits angegeben worden (p. 167 ff.).

Sehr hübsche traubige Euglenenkolonien der Form *a* bekommt man auf geglühter Infusorienerde, welche mit einer passenden Nährlösung feucht gehalten wird. Die dunkelgrünen Häufchen stechen dann sehr lebhaft gegen die schneeweisse Unterlage ab.

Mit Nährlösung getränkter Seesand und Quarzsand können eigentlich nicht zu den festen Substraten gerechnet werden; die Euglenen schwimmen ungehindert in der die Lücken des Bodens ausfüllenden Nährlösung umher, weil die Sandkörner im Vergleich zu den Organismen viel zu gross sind.

Feuchter Torf und Lehm, auch Kartoffelscheiben sind keine günstigen Kultursubstrate für *E. gracilis*, übrigens auch ihrer Undurchsichtigkeit halber zur leichten Beobachtung unter dem Mikroskop nicht geeignet.

C. Stoffwechselproducte.

Von den Stoffwechselproducten der Euglenen wissen wir zur Zeit noch wenig. Das Plasma enthält fast immer eine als Paramylon bezeichnete Substanz. Dieselbe ist nach Gottlieb (51) ein Kohlehydrat von derselben empirischen Zusammensetzung wie die Stärke. Das chemische und z. Th. auch das physiologische Verhalten des Paramylons würde ferner von Klebs (83, p. 269—273), Bütschli (87, p. 728), Schmitz (84), Khawkine (85 und 86) näher untersucht.

Das Paramylon ist nicht wie die Bildung von Stärke an die Gegenwart von Chromatophoren gebunden, sondern es entsteht frei aus dem Cytoplasma. Ueber seine Bedeutung im Lebenshaushalt der

Euglenenzelle weiss man noch wenig; doch geht gegenwärtig die Ansicht allgemein dahin, dass es einen Reservestoff darstellt (cfr. insbesondere Khawkine, 85, p. 238). Auch die Beobachtungen, die ich an *E. gracilis* machen konnte, sind mit dieser Auffassung sehr gut vereinbar; leider wurde trotz der vielen Kulturversuche nur wenig Neues entdeckt.

Die Paramylonkörner der *E. gracilis* sind in der Regel kurz stäbchenförmig, oft, auch rundlich, bei dichter Lagerung schwach polyedrisch und von sehr verschiedener Grösse. Die grössten Körner hatten eine Länge von 4,8, eine Breite von 3,2 μ.

Der Gehalt der Euglenen an Paramylon schwankt sehr beträchtlich, doch ist es bis jetzt nicht geglückt, analog wie bei der Stärke, einen bestimmten regelmässigen Zusammenhang zwischen Assimilation und Paramylonproduction nachzuweisen. Bei *E. gracilis* scheint die Bildung des Reservestoffs nur in geringem Grade von der Beleuchtung abhängig zu sein. Die Formen γ enthalten sogar meist mehr als die Form α; selten ist der Körper ganz frei davon, am ehesten in den paar ersten Tagen einer Kultur; gewöhnlich, von den früher besprochenen pathologischen Fällen abgesehen, ist er mit vielen Körnern gefüllt. Die Kernzone bleibt in der Regel am längsten hyalin, d. h. paramylon- und bei der Form α auch chloroplastenfrei.

Sehr viel Paramylon ist in den Dauerzuständen aufgespeichert.

Eine Auflösung d. h. einen Verbrauch des Reservestoffs konnte ich zu wiederholten Malen, aber nicht ausnahmslos constatiren:

1. während oder kurz nach der Keimung der Dauercysten;
2. bei der Verdunkelung einer zuerst am Licht gehaltenen Kultur; umgekehrt
3. wenn die Euglenen aus dem Dunkeln an das Licht gestellt wurden und ergrünten;
4. wenn man sie aus neutralen Flüssigkeiten in verdünnte Säurelösung übertrug.

Von andern Stoffwechselproducten sind in erster Linie die sogenannten Excretkörnchen zu nennen, über deren Chemie und physiologische Bedeutung man heutzutage noch kaum etwas weiss (siehe Bütschli, 87, p. 739, Klebs, 83, p. 273). Sie häufen sich, wenigstens bei *E. gracilis*, besonders unter ungünstigen Lebensbedingungen in grösserer Menge an.

Fettes Oel tritt nur selten in erheblicher Quantität auf. Nach Klebs findet es sich hauptsächlich in den Dauercysten.

Schlussbemerkungen.

Es ist schon bei der Besprechung der einzelnen Abschnitte der vorliegenden Arbeit darauf hingewiesen worden, dass die Darstellung in manchen Punkten lückenhaft sei; dies möchte ich am Schlusse noch einmal ausdrücklich hervorheben.

Viele, zum Theil wichtige und interessante Fragen konnten nur flüchtig berührt werden; oder ich musste mich einstweilen damit begnügen, mit wenigen Worten auf sie hinzuweisen. Einige Probleme liessen sich wahrscheinlich ohne besonders grosse Schwierigkeiten lösen, würden allerdings viel Zeit in Anspruch nehmen. So wäre z. B. ein eingehendes Studium der Beziehungen zwischen Wachsthumsgeschwindigkeit und Temperatur gewiss lohnend. Ferner weiss man über die feinere Structur der Chloroplasten, über die Entstehung und Function der Pyrenoide, über das Paramylon und die andern Producte des Stoffwechsels relativ noch sehr wenig. Die, übrigens auch erst theilweise untersuchte, Transformation der Leukoplasten in Chloroplasten hängt wiederum aufs innigste zusammen mit der Frage nach den Bedingungen der Chlorophyllbildung. Auch ist noch zu erwähnen, dass oft pathologisch veränderte, zum Theil in Desorganisation begriffene und mit ganz eigenthümlichen räthselhaften Zellbestandtheilen ausgerüstete Exemplare der *E. gracilis* beobachtet wurden.

Eine der anziehendsten und gewiss dem Experiment zugänglichen Aufgaben, welche das grosse unerschöpfliche Reich der niedern Organismen dem Forscher stellt, dürfte darin bestehen, die Gruppe der Euglenoidinen, später auch die andern Flagellatenfamilien, in Bezug auf ihre ernährungsphysiologischen Eigenthümlichkeiten zu studiren, die vielen Uebergänge von Autophyten zu Saprophyten klarzulegen und darauf gestützt, eine neue, auch physiologisch begründete Gruppirung der mannigfaltigen Einzelerscheinungen vorzunehmen.

Zusammenstellung der wichtigsten Resultate.

1. *Euglena gracilis* kann entweder rein autotroph oder heterotroph ernährt werden.

   Dies ist ein neuer Beweis dafür, dass keine stichhaltigen Grenzen zwischen den Gattungen *Euglena* und *Astasia* gezogen werden können.

2. Bei Lichtabschluss sind die Chromatophoren in Form kleiner Leukoplasten, am Licht als grosse Chloroplasten ausgebildet; die Euglene erscheint im ersten Fall farblos, im zweiten grün gefärbt.
3. Die farblose Form wandelt sich am Licht in die grüne Form um; gleichzeitig vertauscht sie die heterotrophe Ernährung mit der mixotrophen oder der autotrophen.
4. Aus der grünen Form kann die farblose wesentlich auf zwei Arten entstehen:
   a) in organischen Nährlösungen durch Abschluss des Lichtes;
   b) am Licht in sehr reicher organischer Flüssigkeit.
5. Die *Euglena gracilis* erträgt relativ sehr grosse Mengen freier Säure; diese Eigenschaft wurde mit Erfolg zur Gewinnung bakterienfreier Kulturen benützt.
6. Die Zelltheilung vollzieht sich in Flüssigkeiten stets im beweglichen Zustand, nur auf genügend festen Substraten in Ruhe, innerhalb einer dünnen Schleimhülle.

Literatur-Verzeichniss.

87. O. Bütschli, Protozoen. Abth. II: Die Mastigophoren. 1883—87.

86. F. Blochmann, Die mikr. Thierwelt des Süsswassers. Braunschweig 1886.

94. — —, Kerntheilung bei *Euglena*. Biol. Centralbl. 1894, XIV. Bd., p. 194.

90. M. W. Beyerinck, Kulturversuche mit Zoochlorellen etc. Botan. Zeitung 1890.

98. — —, Notiz über *Pleurococcus vulg.* Centralbl. f. Bakter., II. Abth., 4. Bd., 1898.

89. A. P. Dangeard, Le Botaniste I, 1889. Recherches sur les *Cryptomon.* et les *Euglenas.*

96. Y. Delage et E. Hérouard, Traité de Zoologie concrète. T. I: La cellule et les Protozoaires. Paris 1896.

82. Th. W. Engelmann, Ueber Licht- und Farbenperception nied. Organismen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 29, 1882.

85. C. Fisch, Untersuchungen über einige Flagellaten u. verw. Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 42, 1885.

94. A. Fischer, Ueber die Geisseln einiger Flagellaten. Jahrb. f. wiss Botanik, Bd. XXVI. 1894.

94. Raoul Francé, Die Polytomeen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, 1894.

93. Rud. Fransé, Zur Morphol. u. Physiol. der Stigmata der Mastigophoren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 56, 1893.

51. J. Gottlieb, Ueber eine neue mit Stärkemehl isom. Substanz. Ann. d. Chemie u. Pharmacie, Bd. 75, 1851.

95. J. Keuten, Die Kerntheilung von *Euglena viridis* Ehbg. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895.

83. G. Klebs, Ueber die Organis. einiger Flagellatengruppen etc. Unters. d. Tüb. Inst., I, 1883.

92. — —, Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55, 1892.

96. — —, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen u. Pilzen. Jena 1896.

85. W. Khawkine, Recherches biol. sur *l'Astasia ocellata* et *l'Euglena vir.* I.: *L'Astasia ocellata.* Ann. des Sc. nat. Zool., 6e Série, T. 19, 1885.

86. — —, Rech. etc. II.: *L'Euglena viridis.* Ann. des Sc. nat. Zool., 7e Série, T. 1, 1886.

88. E. Maupas, Recherches sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. de Zool. expér. et gén. II. Série, Vol. 6, 1888.

97. H. Meyer, Untersuchungen über einige Flagellaten. Revue Suisse de Zool., Bd. V, 1897.

88. W. Migula, Ueber den Einfluss stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. Inaug.-Diss. Breslau 1888.

95. H. Molisch, Die Ernährung der Algen. I. Sitzungsber. d. kais. Akad. zu Wien, Bd. 104, I, 1895.

96. — —, Die Ernährung der Algen. II. Ebendaselbst, Bd. 105, I, 1896.

97. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., I. Bd., 1897.

82. Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.

84. — —, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XV, 1884.

78. Fr. v. Stein, Der Organismus der Infusionsthiere, III, 1. Hälfte, Flagellaten. Leipzig 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind Skizzen nach freier Hand; die eingeklammerten Zahlen geben ungefähr die Vergrösserung an.

N = Zellkern, N' = Nucleolus, P = Paramylon, P K = Paramylonkerne, Ch = Chromatophoren, H V = Hauptvacuole, T = Membrantrichter.

Tafel VI.

Fig. 1. *E. gracilis.* Form α (630).
Fig. 2. Eine andere Form α (700).
Fig. 3. Form β (650).
Fig. 4. Form γ (630).
Fig. 5. Eine junge Dauercyste der Form α mit Zweitheilung des Inhalts (1000).
Fig. 6. Keimung einer Dauercyste der Form α (1000).
Fig. 7. Dauercyste der Form γ (1000).
Fig. 8. Form der Metabolie auf 1 % Agar-Agar am Licht (700).
Fig. 9. Euglenenhäufchen auf 20 % Gelatine am Licht (200).
Fig. 10. Simultane Dreitheilung im beweglichen Zustand (1000).

Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum.*

Von

Georg Bitter.

Mit Tafel VII.

Einleitung.

Die Mehrzahl der europäischen Siphoneen ist seit langem ein Gegenstand eifriger Untersuchung gewesen, sowohl in morphologisch-anatomischer als auch in physiologischer Hinsicht. Am spärlichsten sind die Mittheilungen über *Anadyomene* und *Microdictyon*, zwei nahe verwandte Gattungen, deren zerstreutes Vorkommen augenscheinlich bisher einem eingehenden Studium ihres merkwürdigen Aufbaues am lebenden Object hinderlich gewesen ist.

Meine Erfahrungen über *Microdictyon*, die der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegen, wurden hauptsächlich während eines halbjährigen Winteraufenthaltes in Neapel gewonnen und durch Kultur in Deutschland erweitert.

Es mag hier erwähnt werden, dass die kultivirte Pflanze sich in stehendem Meerwasser bei mittlerer Beleuchtung gut hält und auch weiter wächst. Das Wasser wurde von Zeit zu Zeit erneuert; Ueberwucherung durch andere Algen: *Ectocarpus*, *Cladophora*, *Euglenopsis* wurde durch Wegschneiden der grösseren Thalli derselben und durch Entfernen der kleineren Formen sowie sonstiger Verunreinigungen mittelst eines feinen Pinsels zu verhindern gesucht. Kleine Würmer und Crustaceen bewirkten, dass der Kohlensäuregehalt des Wassers in den Kulturgefässen nie zu gering wurde.

Die bisherigen Angaben[1]) über *Microdictyon* beschränken sich

---

1) Siehe Literaturverzeichniss am Schlusse dieser Arbeit unter Agardh, Harvey, Hauck, Kützing, Montagne, Velley, Wille, Zanardini.

fast ganz auf die Aufzählung der nothdürftigen Merkmale, die zur systematischen Charakterisirung der Alge dienen können, und diese lassen sich bei einer habituell so merkwürdigen Pflanze leicht erkennen. Der einzige, der eine etwas eingehendere Beschreibung liefert, ist Zanardini (siehe Literaturverzeichniss), aber auch seine Darstellung weist verschiedene Fehler auf[1]).

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist, die eigenartigen Erscheinungen, welche bei dem Thallusaufbau unserer Siphonee zu beobachten sind, nach Möglichkeit aufzuklären.

Vorbemerkungen über die verschiedenen Zellformen und über den Thallusaufbau.

Die Länge der vegetativen Zellen von *Microdictyon* ist grossen Schwankungen unterworfen, da die Zelltheilungen und mit ihnen die Verzweigungsintensität an verschiedenen Individuen, manchmal selbst an Theilen desselben Exemplares mehr oder weniger lebhaft sein können. Die Angabe Hauck's (l. c., p. 467): „Glieder 2—4 mal länger als der Durchmesser" ist, wenigstens in dieser allgemein gehaltenen Fassung, unrichtig; je dichter die Netzmaschen sich im Laufe der Zeit an manchen Exemplaren entwickeln, um so mehr nimmt die Länge der in noch lange andauernder, intercalarer Theilung befindlichen Fadenglieder ab, sie kann noch unter den Durchmesser der betr. Zelle herabsinken. Ein Hinderniss für weitere intercalare Theilung scheint in der Natur der Pflanze begründet zu sein, indem sie die Länge der Zelle nicht zu sehr unter den Durchmesser etwaiger Verzweigungen sinken lässt, die von ihr den Ursprung nehmen könnten. Für die letzteren scheint,

---

1) Wie die Beschreibungen, so sind auch die anatomischen Abbildungen von *Microdictyon* (Velley, Zanardini, Harvey, Kützing, Montagne) fast sämmtlich nicht genügend: meist sind die Sprossungen und Verbindungen der Fäden in unnatürlichem, regelmässigem Schematismus gezeichnet; nur die Reinke's (I, l. c.) gestattet eine annähernde Vorstellung von dem Verhalten der Zellfäden innerhalb des Netzes zu einander, doch ist auch hier das Herüberkrümmen junger Zweigspitzen bei Annäherung an andere Zweige nirgends angedeutet. Es ist sicher ein verhältnissmässig nur selten vorkommender Fall, dass zwei jugendliche Zweige so lange in geringem Abstande parallel aneinander vorbei wachsen können, wie es rechts in der Figur Reinke's zu sehen ist, ohne dass sich wenigstens der eine nach dem andern hin- oder gar beide sich einander entgegen krümmten (vergl. p. 212).

natürlich nur in den Fällen, wo sie rein vegetativen, nicht rhizoidalen Charakter tragen, eine bestimmte Durchmessergrenze nach unten zu bestehen.

Die beiden Arten des Spitzenwachsthums bei *Microdictyon*, die rein vegetative und die rhizoidenartige, sind meistens schon durch die Färbung der betr. Fäden zu unterscheiden. Während die gewöhnlichen, bis nahe zur Spitze fast ziemlich gleich breit bleibenden Fäden meist eine intensiv grüne Farbe haben, sind die lang schlauchförmigen, oft hin und her gebogenen und durch geringe Dicke ausgezeichneten Rhizoiden stets weniger grün, bisweilen sogar ganz durchscheinend.

Wir werden später sehen, dass die rein vegetativen Zellen nur in seltenen Fällen zu terminalen Gabelungen veranlasst werden können, und dass diese Erscheinung schon als ein Uebergang zur Rhizoidenform zu betrachten ist. Die ausgeprägten Rhizoiden bilden mehrere terminale Ausstülpungen, sobald sie durch Contact gereizt werden. Nicht selten umgreifen diese schlauchförmigen Fortsätze entferntere Theile ihres eigenen Thallus. Dies mag als Vorbemerkung über die verschiedene Form der Zellen von *Microdictyon* genügen.

Nunmehr seien noch wenige allgemeine Bemerkungen über den Thallusaufbau von *Microdictyon* zum Verständniss für diejenigen Leser vorangeschickt, denen diese Alge nicht genügend bekannt ist. Gewöhnlich bildet sie eine netzig-durchbrochene Fläche, die sich bei genauerer Untersuchung aus einzelnen, verzweigten Zellfäden zusammengesetzt erweist. Die Spitzen der Fäden verwachsen vielfach mit anderen Theilen des Thallus, in deren Nähe sie gelangt sind, wodurch das eigenartige Netzwerk zu Stande kommt, dem unsere Siphonee ihren Gattungsnamen verdankt. Gewisse Hauptfäden, von denen vielfache Verzweigungen nach beiden Seiten ausgehen, können ziemlich lange Zeit in die Dicke wachsen. Dadurch, dass ein graduelles Abnehmen der Dicke von ihnen bis zu den letzten Verzweigungen stattfindet, wird ein Vergleich mit dem ebenfalls netzförmigen, allmählich feiner werdenden Aderwerk eines Dikotylen-Blattes nahe gelegt.

Diese kurzen Angaben zur vorläufigen Orientirung!

I. Ueber die Stellung der Aussprossungen an ihrer Mutterzelle.

Der Winkel, unter dem die Verzweigungen auslaufen, ist ein verschiedener: er schwankt zwischen dem rechten und ziemlich spitzen Winkeln (30°), doch ist die Regel 60—70°[1]). Eine Richtungsablenkung der Auszweigungsachse durch eine neu auftretende Verzweigung kann naturgemäss am leichtesten an noch jungen Achsen hervorgerufen werden. Aeltere Fäden sind gewöhnlich durch vielfache Netzverbindung mit ihren Nachbarn derart an den Ort gebunden, dass eine Verschiebung durch junge Auszweigungen unmöglich ist.

Ueber das nachträgliche, theilweise Hinaufwachsen der Zweige am Ursprungsfaden, hervorgerufen durch ein eigenartiges Wachsthum der Membran, das eine Verbreiterung der Basis des Zweiges bewirkt, wird Nordhausen, der mit mir zusammen in Neapel weilte, später im Zusammenhang mit ähnlichen Vorkommnissen bei anderen Algen berichten. Die basale Zelle des Zweiges erscheint dadurch später stumpf eingekeilt zwischen ihrer Mutterzelle und der darüber gelegenen Zelle des Ursprungsfadens, zum grösseren Theile jedoch immer noch mit ihrer Mutterzelle verbunden (vergl. die meisten Figuren unserer Taf. VII).

Die Zweigausstülpungen erlangen ungefähr die doppelte Länge ihrer Breite (am basalen Ende), bisweilen sogar noch mehr (Fig. 14, Taf. VII, vergl. Figurenerklärung), bevor sich zwischen ihnen und ihrer Mutterzelle eine Membran bildet. Diese wird meistens parallel der Längserstreckung der Mutterzelle angelegt, selten setzt sie die Längswand der jungen Zelle fort, indem sie von der Mutterzelle ein Stück von der Breite der Basis der Zweigzelle abtrennt. Es liess sich nicht ermitteln, warum in dem einen Falle dieses, in dem andern jenes eintrat. Uebrigens habe ich vereinzelt auch eine mittlere Stellung der Querwand beobachtet: dieselbe spannte sich dann vom äusseren Ansatzpunkte des Zweiges zur oberen Querwand der Mutterzelle hinüber.

Beständigkeit in der Richtung lässt sich vornehmlich an den dickeren Fäden, die zugleich die ältesten sind, beobachten. Ob die oft zu bemerkende Krümmung sogar der grösseren Seitenachsen allein der später zu erörternden Anziehung durch Nachbarn zu-

1) Welche Umstände die Variation in der Grösse der Auszweigungswinkel bedingen, hat sich nicht ermitteln lassen.

geschrieben werden müsse, ist sehr fraglich. Sicher kommt dabei auch die bei der Zweigbildung junger Zellen oft eintretende Verschiebung der Wachsthumsrichtung des Ursprungsfadens von der Auszweigungsstelle an in Betracht, vielleicht aber auch noch andere Ursachen, die sich vorerst nicht erkennen lassen. Zum Vergleiche wären möglicher Weise die Hauptseitenäste (pinnae) des Thallus von *Struvea* heranzuziehen.

a) Akroskope Sprossung.

Die Bildung neuer Zweige erfolgt gewöhnlich am oberen Ende der betreffenden Zelle (vergl. Fig. 18, Taf. VII und viele andere), nur in bestimmten, später noch genauer zu besprechenden Fällen an der Basis derselben.

An manchen Zellen älterer Fäden kommt es dicht unter der ersten Verzweigung zu einer abermaligen Zweigausstülpung (wie auch bei manchen Cladophoren), die sich bisweilen dicht an die obere Verzweigung anlegt[1]), manchmal aber auch etwas mehr nach rückwärts gerichtet ist. Die Entstehung dieser secundären Auswüchse nach der Entwickelung der primären Zweige ist durchaus nicht an ein bestimmtes Zeitintervall gebunden, ebensowenig wie sich betreffs des Ortes derselben eine Regel ausmitteln lässt. Es sind durchaus nicht immer die ältesten Auszweigungen eines alten Fadens, unter deren Basis die betr. Trägerzelle neuen Sprossen den Ursprung giebt. Wenn auch die secundären Zweige im Allgemeinen besonders häufig unter bereits stärker verzweigten Aesten hervorbrechen, so lassen sich doch auch manchmal sogar Fälle beobachten, wo die primäre Auszweigung der secundären nur sehr wenig im Wachsthum voraus ist. Bei unserer geringen Kenntniss der Bedingungen, die zu einer Zweigbildung bei Algenzellen nöthig sind, ist es vor der Hand unmöglich, diesem verschiedenartigen Verhalten auf analytischem Wege nahe zu treten.

1) Es ist durchaus nicht selten, dass die secundäre Astbildung einer Zelle sich in der Richtung dicht an die primäre anschliesst und sich über kurz oder lang an ihr selbst oder an einer ihrer Verzweigungen festsetzt. Jedenfalls ist Zanardini's gegentheilige Behauptung nicht allgemein gültig: Talvolta dallo stesso punto invece di due escono quattro rami, in ogni caso molto divaricati fra loro; cosicchè nel loro insieme rappresentano, quasi direbbesi, la cifra X.

b) Basiskope Sprossung.

Eine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten der *Microdictyon*-Zellen, Zweigausstülpungen nur an ihrer Spitze zu bilden, zeigen jene Endglieder von Zellreihen, deren weiteres Spitzenwachsthum durch ihren Zusammenstoss mit Angehörigen einer anderen Reihe sistirt wird. Sie erzeugen ihre Zweige seitlich an ihrer Basis [Fig. 7, 12—14, Taf. VII][1]). So kommt es bisweilen vor, dass zwei solcher Ausstülpungen nebeneinander liegen, nämlich die basale der Terminalzelle und die der Regel entsprechende seitlich-terminale der darunter gelegenen Zelle des betr. Zweiges. Manchmal habe ich zwei derartige Aussprossungen, die sich früher oder später durch Membranen gegen ihre Mutterzellen abgrenzen, dicht aneinander gedrückt in ziemlicher Ausdehnung (mehr als das Fünffache ihrer Dicke) parallel verlaufen gesehen, ohne dass die eine oder die andere eine Neigung zeigte, sich an der Nachbarin durch Umbiegen festzusetzen (vergl. p. 211 ff.). Welche Einflüsse dabei eine Rolle spielen, liess sich nicht feststellen. Die Meinung, dass unter Zweigen benachbarter Zellen desselben Fadens keine Attraction bestehe, wird jedenfalls sofort durch den Augenschein widerlegt: die terminalen Sprosse zweier Nachbarzellen wachsen bisweilen beide auf einander, öfter bloss die eine auf die andere unter Attractionskrümmung zu.

Das basipetale Aussprossen der Terminalzelle ist jedenfalls als eine eigenthümliche Folgeerscheinung des Festwachsens an einem Nachbarfaden und des damit verbundenen Aufhörens der terminalen Vergrösserungsthätigkeit anzusehen. Der Vorgang ist mir völlig räthselhaft geblieben. Bemerkenswerth ist, dass in diesem Falle gerade die Basis der Zelle die Zweigbildung übernimmt, ist sie doch bei ungestörtem Terminalwachsthum des Fadens derjenige Theil der Zelle, welcher von ihrer zweigbildenden Partie am meisten entfernt liegt, und, wenn überhaupt, am spätesten, nämlich erst nach

---

1) Die einzigen, mir bekannt gewordenen, ähnlichen Beobachtungen an Algen, dass nämlich vegetative Verzweigungen am organisch unteren Ende der betreffenden Zelle entspringen, hat Berthold (II, l. c.) gemacht. *Stigeoclonium variabile* und *Ectocarpus*-Arten konnten durch einseitige Beleuchtung veranlasst werden, ihre Zweige an dem organisch unteren, in dem Versuch dem Licht zugekehrten Ende zu bilden, während dieselben sonst am entgegengesetzten entstehen. *Cladophora* liess sich bei gleicher Versuchsanstellung nicht zu derselben Reaction bewegen. Zwischen der von uns an *Microdictyon* beobachteten Erscheinung und Berthold's Ergebnissen besteht nur ein rein äusserlicher Zusammenhang.

mehrmaliger Theilung der Zelle, dazu herangezogen wird. Wie es ferner kommt, dass selbst die Richtung der Aussprossung aus einer derartigen, am Spitzenwachsthum gehinderten Terminalzelle gerade die entgegengesetzte der gewöhnlichen, nämlich unter einem schiefen Winkel basipetal (Fig. 7, Taf. VII) ist, darüber kann man zur Zeit nur vage Vermuthungen aufstellen.

Kann auch eine bereits abgegliederte, subterminale Zelle eines Fadens durch die Hemmung seines Spitzenwachsthums in Folge Festwachsens der Spitze zu basal-seitlicher statt terminal-seitlicher Aussprossung veranlasst werden? Die Antwort auf diese für die Beurtheilung des Einflusses benachbarter Zellen aufeinander wichtige Frage lässt sich nach langwierigen Beobachtungen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit positiv geben. Es sind dabei verschiedene Beobachtungsfehler zu vermeiden. Abgesehen von dem groben Versehen, zwei senkrecht aufeinander zugewachsene Fäden, die beide ihr terminales Wachsthum aufgegeben haben, für einen einzigen, nicht zusammengesetzten Faden zu halten, können besonders nachträgliche Theilungen der Terminalzelle zu Täuschungen Veranlassung geben, denn der obere Theil einer solchen wächst wieder basal aus. Solche Fälle lassen sich zuweilen sogar trotz Vertrautheit mit den Wuchsverhältnissen unserer Alge nur mit Schwierigkeit feststellen. Es sind mir jedoch mehrfach Beispiele begegnet, wo eine andere Deutung als die, dass die Hemmung des Spitzenwachsthums eines Fadens auch die subterminale Zelle zum basalen Aussprossen veranlassen könne, offenbar auszuschliessen ist (Fig. 13, Taf. VII, siehe auch Figurenerklärung).

In manchen Fällen ist die Entscheidung dagegen nicht mit Sicherheit zu geben, wofür ein Beispiel kurz beschrieben werden soll: Die terminale Ausgliederung der untersten Zelle eines Fadens hatte sich in scharfer Viertelkreisbiegung nach der Zellreihe, welcher der mütterliche Faden entsprungen war, hingebogen und sich an ihr festgesetzt. Am Grunde bildete er einen langen Auswuchs, der dem Faden *a*, dessen terminaler Richtung folgend, angeschmiegt parallel lief, ohne mit ihm an der Spitze zu verwachsen. Die sich umbiegende Ausgliederung von Faden *a* hat in der Mitte eine Septirung erfahren, entweder während der basale Auswuchs schon existirte oder noch nicht. Die Frage, ob der Auswuchs oder die Querwand eher auftrat, lässt sich nicht entscheiden. In verschiedenen sehr ähnlichen Fällen sah ich das basale Auswachsen der Septenbildung in dem verhältnissmässig langen Schlauche voran-

gehen. Wie erwähnt, lässt sich für andere Stellen das entgegengesetzte Vorkommen annehmen.

Giebt man eine Beeinflussung der letzteren Art zu, dass nämlich die subterminale Zelle zu basaler Aussprossung durch die Spitzenwachsthumshemmung der terminalen veranlasst werden könne, so tritt die Frage nach dem Grade dieser Beeinflussung auf: wirkt sie noch über diese Zelle hinaus nach unten? wie lange nach der Septenbildung wirkt sie noch auf die subterminale Zelle ein? lassen sich Beziehungen zwischen den beiden Aussprossungstendenzen, der terminalen und der basalen, betreffs ihrer Stärke ermitteln? Auf diese Fragen muss ich vorerst die Antwort schuldig bleiben.

In den weitaus meisten Fällen ist die subterminale Zelle bereits mit einer terminal-seitlichen Aussprossung versehen oder hat wenigstens schon die Tendenz zu einer solchen, wenn sich die terminale Zelle mit ihrer Spitze an einen anderen Faden festsetzt. Daher kommt es so häufig vor, dass die Aussprossungen der beiden Zellen, der terminalen und der subterminalen, wenn sie auf derselben Seite des Fadens entspringen, dicht aneinander gelegt und senkrecht zur Ursprungsachse verlaufen (Fig. 14, Taf. VII). Diese Stellung zur Achse ist als Folge ihres parallelen Verlaufes aufzufassen, sie ist die Resultirende aus den beiden Richtungen, welche jede der Aussprossungen für sich eingeschlagen hätte: die der subterminalen Zelle wäre schräg unter einem spitzen Winkel nach oben gerichtet gewesen, die der terminalen unter ähnlichem Winkel nach unten („oben“ und „unten“ der ursprünglichen Wachsthumsrichtung des Fadens entsprechend). Es ist sehr wahrscheinlich, dass durch das rein mechanische Gegeneinanderstemmen diese Parallelrichtung beider bewirkt wird (vergl. auch p. 214 ff.).

Entspringen die beiden Sprosse rechts und links vom Faden, so zeigen sie ihre ungehinderte Ausstülpung in einander entgegengesetzter Richtung: die terminale der unteren Zelle schräg nach oben, die basale der oberen schräg nach unten. Bisweilen kommt es auch vor, dass zwei auf derselben Seite nebeneinander entspringende Aussprossungen schräg aneinander vorbeiwachsen (die eine oder beide sich ein wenig in den Raum hinauswendend); mit Ausnahme geringer Ablenkungen schlägt jede dann unbehindert ihre Richtung ein.

Ist eine subterminale Zelle einmal erst an einer Seite, entweder an der Spitze oder am Grunde ausgewachsen, so kann sie nicht mehr zum Sprossen an dem entgegengesetzten Ende gebracht werden. Dies gilt auch für die secundären, durch Theilung subterminalen

Zellen, überhaupt allgemein, solange nicht durch Verletzungen jene Systemstörungen eintreten, denen ein anderer Abschnitt dieser Arbeit gewidmet ist.

II. Ueber die bei der Verwachsung der Zellfäden zu beobachtenden Erscheinungen.

a) Das Verhalten einer festwachsenden Spitze gegen ihre Anheftungsstelle.

Setzt sich ein Faden mit seiner Spitze genau seitlich an das obere Ende einer Zelle innerhalb eines andern Fadens, so findet bei einer eventuellen Aussprossung dieser nach der Seite des ersten Fadens hin eine Verschiebung ihrer Verzweigungsstelle von der Spitze nach der Basis gerade um so viel statt, als die angewachsene Spitze des an ihr endenden Fadens Raum beansprucht. Noch weiter rückt diese Stelle nach unten, wenn, was bisweilen vorkommt, sich zwei Zweigspitzen dicht nebeneinander auf derselben Seite am oberen Ende einer solchen Zelle festsetzen.

Es bedarf kaum besonderer Hervorhebung, dass an der Terminalzelle eines Fadens, die sich mit ihrer Spitze an einen in ihrer Nähe befindlichen Theil des *Microdictyon*-Thallus angelegt hat, bei eventuellem Festwachsen der Spitze eines andern Fadens seitlich an ihrer Basis, wo sie unter gewöhnlichen Verhältnissen auszusprossen pflegt, eine entsprechende Verschiebung der Verzweigung nach oben stattfindet.

Alle diese Beobachtungen zeigen in übereinstimmender Weise, dass die Verbindung der beiden Zellen bei einer solchen Verwachsung eine recht innige ist. Mag nun der Widerstand der fest mit ihr vereinigten Spitze allein oder mögen ausserdem noch andere Verhältnisse, wie Veränderungen der Zellmembran u. a. dabei eine Rolle spielen, in allen Fällen vermag die Zelle, welche von der sich festsetzenden Spitze gerade an der Stelle getroffen wird, wo sie sonst eine Zweigausstülpung gebildet haben würde, dieselbe dort nicht zur Entwickelung zu bringen; anstatt dessen entsteht der junge Ast dicht neben dieser Stelle, dort, wo der Zellschlauch frei von solchen hemmenden Einflüssen ist.

Die sichtbare Einwirkung einer festgehefteten Spitze auf den Faden, an dem sie sich festgesetzt hat, ist verschieden je nach dem

Alter und dem entsprechend der Festigkeit des Fadens. An jugendlichen Fäden vermag die Spitze eine ziemlich tiefe Einbuchtung hervorzurufen, so dass der Faden an der Verwachsungsstelle beträchtlich dünner ist als an anderen Stellen, offenbar wegen des nicht geringen Druckes, den die Spitze vor der endgiltigen Sistirung ihres Wachsthums auf den Faden ausübt (Fig. 2, Taf. VII)[1]. An älteren Fäden sind so starke Einbuchtungen niemals zu bemerken.

Die Spitze schmiegt sich dicht und fest an den hemmenden Faden an; irgend welche fremde Bestandtheile, die demselben vorher hätten anhaften können, habe ich nur einmal zwischen beiden eingeschlossen gefunden. Ob dies zufällig ist oder ob die sich abplattende Spitze wirklich bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit besitzt, nicht zu fest anhaftende Epiphyten oder Schmutztheilchen bei Seite zu schieben, muss unentschieden bleiben.

b) Die Gestalt der festwachsenden Spitze.

Das abgeplattete Ende der im terminalen Wachsthum sistirten Spitzenzelle bleibt stets gleichmässig kreisrund, ohne Anzeichen von Ausstülpungen oder gar Verzweigungen. Insofern unterscheidet es sich von den frei auslaufenden, der Befestigung des Gesammtthallus dienenden, lang schlauchförmigen Rhizinen (Fig. 17, Taf. VII) durchaus, denn diese bilden schliesslich an ihrem Ende meistens mehrere Ausstülpungen. Von den merkwürdigen, strahlenförmig von der festwachsenden Spitze ausgehenden Haftorganen, die in der vegetativen Region zahlreicher verwandter Siphoneen vorkommen, ist allerdings auch bei ihnen selten etwas zu bemerken; nur bei andauernder Beobachtung wird man vereinzelte Fälle auffinden[2], in denen die Rhizoiden strahlige Haftorgane (tenacula), ähnlich

1) Ueber ein in gewissem Sinne entgegengesetztes Phänomen, die Anziehung irgend eines Theiles eines jugendlichen Fadens durch einen andern auf ihn zuwachsenden und die in Folge dessen eintretende Ausstülpung dieses Theiles wird an einer anderen Stelle berichtet (p. 215, 216).

2) Es ist nicht unmöglich, dass längere Kultur unter allzu ungünstigen Verhältnissen, wie z. B. bei zu geringer Beleuchtung, das Auswachsen sich festsetzender Terminalzellen zu mehreren rhizoidenartigen Schläuchen veranlasst. Wenigstens habe ich mehrfach gerade in solchen Kulturen nach längerem Stehen diese Erscheinung bemerkt, ohne jedoch ein endgiltiges Urtheil über den Zusammenhang beider, der geringen Lichtintensität und der terminalen, strahlig-rhizoidalen Sprossung, abgeben zu können.

denen von *Struvea*, treiben (Fig. 16, 16a, Taf. VII). Es bestehen alle Uebergänge von den vegetativen Fäden mit kreisrunder Haftfläche zu den Rhizoidschläuchen mit strahlig-effigurirter Polytomie; die regelmässige Form der letzteren bei *Struvea*, noch mehr bei *Valonia*, wird jedoch wohl kaum vorkommen.

c) Das Verhalten der Membran der Spitze bei der Verwachsung.

Die Verwachsung der Fäden miteinander ist eine recht innige, bei Zerrungen wird eher eine Zelle zerrissen, als dass sich die Verbindung zwischen zwei doch erst secundär zusammengewachsenen Fäden löste. Es ist nicht leicht, die Art der Verwachsung aufzuklären.

Beim Festwachsen einer Fadenspitze an irgend einem andern Faden zeigt sich eine auffällige Erscheinung an ihrer Membran. Seitlich von der Anheftungsstelle bemerkt man rund um dieselbe herum eine Verdickung der Zellhaut, die auf die nächste Umgebung dieser Stelle beschränkt bleibt[1]).

An einem erst festgewachsenen, dann wieder losgetrennten Faden — diese Trennung gelingt nur selten — habe ich das Verhalten der Membran rund um die Spitze herum deutlich beobachten können. Der Plasmaschlauch hat seine Gestalt nicht verändert, die Membran dagegen hat seitlich von der Spitze eine Verdickung gebildet, während sie an der wegen des Festwachsens breit abgeflachten Spitze dieselbe Dicke wie die gewöhnliche Zellmembran aufweist. Die Aussenlamelle der Membran geht von den unverdickten Theilen gleichmässig in die äussere Umgrenzung der verdickten Partie über, so dass also von einer Auflagerung der Verdickung keine Rede sein kann.

Nicht uninteressant ist es, zu beobachten, wie an noch nicht lange festsitzenden Spitzen die schon etwas entwickelte Verdickung an den Seiten noch abgerundet ist (Fig. 1, Taf. VII); erst allmählich breitet sie sich etwas mehr auf der Oberfläche des anderen Fadens aus, so dass sie bisweilen auf derselben schliesslich in einer schrägen Zuspitzung endet (Fig. 2, 3, 5, 6 u. a.). Die Verdickung zeigt ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als die gewöhnliche Membran.

---

1) Derartige Membranverdickungen, besonders auf Berührungsreize hin, kommen auch sonst vor (vergl. Hieronymus, p. 18, 19). Die von mir (II, p. 267) bei *Pudina* gefundenen Verdickungen sowie weitere dort angeführte Fälle dürften dagegen auf andere Reize zurückzuführen sein.

Eigenartiger ist das Verhalten dieser seitlich-terminalen Verdickung, wenn zwei Fadenspitzen aufeinander stossen. Beide Spitzen werden dann von dieser glashellen Schicht derart überzogen, dass die Vereinigungsstelle der beiden Fäden die grösste Dicke derselben aufweist, nach oben und unten schrägt sich diese Schicht allmählich zu, bis schliesslich die unveränderte Membran übrig bleibt (Fig. 4, Taf. VII). Durch diese Zellhautverdickung ist es sehr erleichtert, die Vereinigungsstelle zweier senkrecht aufeinander zugewachsener Fäden aufzufinden, da solche Verdickungen an den Quermembranen, welche die Zellgrenzen innerhalb vegetativer Fäden bilden, nicht vorkommen.

Die auch in diesem Falle stärker lichtbrechende, äussere Membranverdickung wird sicher auf beiden Seiten der Verwachsungsstelle ausgebildet, denn sie greift, wie gesagt, über beide Zellspitzen gleichmässig hinweg, derart, dass sie in der Mitte zwischen beiden (d. h. natürlich nur oberseits- und unterseits von der Berührungsstelle) am dicksten ist. Nach den Seiten, also basiskop für jede Zelle, spitzt sie sich allmählich zur Dicke der gewöhnlichen Membran zu. Schichtung der verdickten Partie ist selbst mit wasserentziehenden Mitteln, wie Alkohol, nur undeutlich nachzuweisen und auch meist nur an den innersten, wenig oder gar nicht veränderten Membranpartien. Dass die eigentliche Verdickung, der äussere Theil der Membran, eine Modification in Betreff des Wassergehaltes darstellt, geht aus ihrem Verhalten gegenüber absolutem Alkohol hervor. Bei seiner Einwirkung sinkt sie, noch ehe der Plasmaschlauch den Beginn einer Contraction erkennen lässt, in sich zusammen und erscheint schliesslich nur wenig dicker als die gewöhnliche Zellmembran. Ersetzt man den Alkohol wieder durch Wasser, so vermag sie die ursprüngliche Gestalt wieder anzunehmen.

Wir müssen uns vorstellen, dass in der Cellulosemembran einer Spitze bei ihrem Festwachsen an irgend einem andern Theil des Thallus oder beim Zusammentreffen zweier Spitzen eine gewisse Veränderung in ihrer micellaren Structur vor sich geht. Vor Allem spricht dafür der grössere Wasserreichthum der Verdickung und die Unmöglichkeit, in den meisten Fällen noch nachträglich in ihr die Grenze zwischen den Membranverdickungen der beiden Spitzenzellen festzustellen. Dass wir es mit einer eigenartigen Veränderung der Aussenpartien der Membranen zu thun haben und nicht mit einer secundär nach aussen abgeschiedenen Verdickung, haben wir bereits früher durch den allmählichen Uebergang der

Aussenlamelle in diese verdickte Partie nachgewiesen. Am wahrscheinlichsten ist die Umwandlung der Cellulose in einen mehr gallertartigen Zustand, wobei es immerhin doch noch bemerkenswerth bleibt, dass die beiderseitigen Membrangrenzen so völlig verwischt werden.

d) Ueber die Anziehung wachsender Spitzen durch benachbarte Thallustheile und die Ursache dieser Anziehung.

Unsere Kenntniss von den Bedingungen der Verwachsung von Zellfäden untereinander, sei es zu Plectenchymen oder zu blossen Flächengebilden wie in unserem Falle, ist gering. Vielfach mögen Berührungsreize die Verwachsung hervorrufen, bei *Microdictyon* spielen jedoch sicher auch andere Factoren eine Rolle.

Zum Verständniss der netzförmigen Verwachsung von *Microdictyon* müssen wir die gewöhnlichen Rhizoiden dieser Pflanze vergleichsweise betrachten. Das Schwanken zwischen Fadenbildung mit einfach assimilatorischer Function einerseits und Streben nach rhizoidaler Anheftung andrerseits ist, wie bei vielen andern Algen, auch bei *Microdictyon* zu bemerken. Bei den Randpartien von Stücken, die, losgetrennt vom Substrat, isolirt aufbewahrt werden, ist das Auswachsen der Spitzenzellen mancher Fäden wohl hauptsächlich dem Bedürfniss nach neuer Festheftung des Thallus zuzuschreiben (Fig. 17, Taf. VII). Merkwürdiger ist jene zweite Art der Anheftung, die sich bei unserer Alge und einigen Verwandten mitten im Netzgerüst an jeder wachsenden Spitze geltend macht, wenn sie in ziemliche Nähe anderer Theile des Thallus gelangt. Nur in seltenen Fällen, die nachher noch besonders besprochen werden sollen, bleibt eine derartige Nachbarschaft ohne Einfluss auf den Charakter des wachsenden Zellfadens. Meistens zeigen die Zellfäden an ihrer Spitze eine rhizoidenähnliche Umwandlung, sie spitzen sich je nach der bis zum Anheftungspunkt zurückzulegenden Entfernung mehr oder weniger lang schlauchförmig zu; entsprechend der Länge nimmt der Chlorophyllgehalt ab: also ganz der Charakter von Rhizoiden. Da jedoch in der grösseren Zahl der Fälle die Entfernung von den als Anziehungspunkt fungirenden, nächsten Theilen des Netzwerkes nur gering ist, so sind diese Erscheinungen meistens nicht so auffällig wie an den frei und weithin sich erstreckenden Rhizinen des Randes. Vielfach ist im Innern des Netzes eine Abnahme des Chlorophylls gegen die Spitze eines sich

anheftenden Fadens hin nicht zu bemerken, auch die schlauchförmige Zuschrägung ist weniger deutlich, meist wohl wegen der Kürze der betreffenden terminalen Zelle. Nur wenn durch irgend welche Umstände die das Spitzenwachsthum hemmende Zelle vernichtet wird, kann die Spitze zu einer langen Rhizine auswachsen, die in Gestalt und Inhalt mit denen des Randes übereinstimmt.

Dass thatsächlich innerhalb des *Microdictyon*-Netzes eine Anziehung wachsender Spitzen durch andere, benachbarte Theile desselben Exemplares stattfindet, geht mit Sicherheit aus der Richtung der sich festsetzenden Spitzen hervor. Ist der nächste Faden dem wachsenden Ende gerade gegenüber gelegen, so wird sich naturgemäss keine Krümmung zeigen können, wohl aber in allen jenen Fällen, wo derselbe sich mehr oder minder schräg neben der vordringenden Spitze befindet. Es kann dabei zu ziemlich scharfen Krümmungen des wachsenden Fadens nach der Seite des geringsten Abstandes kommen (vergl. besonders Fig. 5, 7—9, Taf. VII, auch bei andern ist es, wenn auch schwächer, zu sehen).

Vereinzelt lässt sich sogar mitten im Netz beobachten, dass ein eben ausgesprosster Faden sich sofort umwendet und sich an die über seiner Mutterzelle befindliche Zelle des Ursprungsfadens anlegt. Die Umknickung erfolgt in solchen Fällen bisweilen derartig frühzeitig, dass zwischen den beiden Schenkeln der Zelle gar keine oder eine nur sehr kleine Lücke zu bemerken ist (Fig. 11, 11a, Taf. VII). Uebrigens ist die Tendenz, der Attraction benachbarter Fäden zu folgen, offenbar in den einzelnen Spitzen in sehr verschiedenem Maasse vorhanden. Das zuletzt erwähnte Verhalten ist als das eine Extrem zu betrachten, auf der andern Seite habe ich nicht wenige Beispiele für ein gerade entgegengesetztes Wachsthum beobachtet. Zwei Aeste, die entweder beide zusammen am akroskopen Ende einseitig an derselben Zelle entspringen oder von denen der eine akroskop an einer Zelle, der andere basiskop an der darüber gelegenen (in einer an anderer Stelle besprochenen Weise) hervortritt, können lange Zeit parallel dicht aneinander gedrängt, nebeneinander herlaufen, ohne dass sich der eine an den andern anlegt. Hier wird man kaum ohne Annahme einer besonderen Disposition jedes einzelnen Fadens auskommen können. Dass die Einwirkung auf eine wachsende Spitze parallel zur Wachsthumsrichtung eine andere sei als in irgend einem spitzen Winkel zu derselben, ist kaum anzunehmen, wird auch durch den Augenschein widerlegt, da in vielen Fällen parallele Fäden sich frühzeitig aneinander festsetzen.

Es liegt nahe, sich als Reizursache für die Richtungsänderung wachsender Spitzen, die durch andere Thallustheile bewirkt wird, irgend ein chemisches Agens vorzustellen, doch haben die Bemühungen, durch Versuche Näheres über die vorliegende Erscheinung zu erfahren, keinen Erfolg gehabt. Ich liess einen continuirlichen Wasserstrom durch das Netzwerk hindurchfliessen, um eventuell die betreffenden Reizstoffe mit wegzuführen. Trotz mehrmonatlicher Dauer des Versuches war kein Resultat zu bemerken. Die Erfolglosigkeit desselben liess sich voraussehen, ist doch an manchen natürlichen Standorten der Pflanze der Wasserwechsel sicher ein ebenso energischer.

Eine Bevorzugung irgend eines Theiles, sei es Spitze oder Basis oder Mitte der betreffenden Zellen, auf die ein noch freier Zweig zuwächst, ist nicht festzustellen; kommt er in den Anziehungsbereich eines Nachbarzweiges, so biegt er sich herüber und legt sich an ihn unter Verschmälerung an, ohne Rücksicht auf die Lage der Zellen desselben[1]). Auf diese Weise kann es geschehen, dass eine solche Spitze gerade bei einer Zellscheidewand endet, so dass es bei oberflächlicher Betrachtung aussieht, als sei der hier endende Faden an dieser Stelle entsprungen. Welche Folgen sich hieraus für die Zweigbildung der Zelle, an die er sich mit seiner Spitze angelegt hat, ergeben, ist bereits früher geschildert worden (p. 207).

Ebenso wie das Wachsthum eines Astes innerhalb einer Netzmasche an seiner Spitze sistirt wird, wenn er auf eine der älteren Zellen des Flächennetzes stösst, so kann auch dasselbe Phänomen eintreten, wenn die jungen, wachsenden Spitzen zweier Zellreihen senkrecht oder in einem sehr stumpfen Winkel aufeinander stossen.

---

1) Anders verhält sich in dieser Hinsicht augenscheinlich die Rhodophyceen-Gattung *Halodictyon*, bei der ein Verwachsen der Fadenspitzen mit andern Nachbarfäden immer nur an den Zellscheidewänden der letzteren stattfindet (Falkenberg II, p. 479). Genaueres über diese merkwürdige Erscheinung liess sich, da mir nur Herbarmaterial (aus den Museen von Berlin und Wien) zur Verfügung stand, nicht ermitteln.

Noch complicirter sind die Wachsthumsverhältnisse von *Thuretia* (Harvey, Tab. XL, Schmitz-Falkenberg, p. 476) mit ihren polysiphonen, blattrippenähnlichen Hauptverzweigungen und dem darüber gebreiteten Netzwerk monosiphoner Gliederfäden. Bei dieser und anderen tropischen Gattungen mit aus polysiphonen Fäden gebildeten Netzen: *Vanvoorstia* (Falkenberg, p. 413), *Roschera* (Sonder, p. 81) u. a. sind die Vorgänge, die sich bei ihrer eigenartigen Wachsthumsweise abspielen, noch völlig unbekannt.

Nach der Mitte des so entstandenen oft völlig geraden Fadens zu ist dann oft eine allmähliche Verdünnung bemerkbar, dieselbe rührt, wie nach dem Vorhergehenden ohne Weiteres klar, von dem schlauchförmigen Auswachsen der beiden einander beeinflussenden Spitzen her[1]). Sie stellen nach dem Zusammentreffen ihr Spitzenwachsthum ein, tiefer gelegene Zellen dagegen können in der gewohnten Weise in Aeste auswachsen. Ob dabei ein correlativer Wachsthumsantrieb durch das Sistiren des Wachsthums der Spitze in Frage kommt, liess sich nicht feststellen. Nur dies eine war deutlich zu bemerken, dass die Terminalzelle auch hier regelmässig im Gegensatz zu den übrigen Zellen seitlich-basale Aussprossungen bildete.

Wie zu erwarten, biegt sich gewöhnlich, wenn zwei jugendliche Aeste von *Microdictyon* einander nahe kommen, jeder der beiden auf den andern zu (Fig. 3, Taf. VII). Bisweilen ist diese Inclination bei einem von ihnen bis zur Berührungsstelle äusserlich weniger sichtbar, zeigt sich aber deutlich in der Fortsetzung eines solchen Astes über diese Stelle hinaus, indem nämlich der weiter wachsende Ast sich mehr oder minder in die Verlängerung einer zwischen beiden Aesten gezogenen Diagonale einstellt (Fig. 5, 6, Taf. VII).

Die Ablenkung solcher Fäden, die, wie oben erwähnt, nicht ihr Spitzenwachsthum aufgeben, sondern mehr oder weniger in der Diagonale zwischen ihrer ursprünglichen Richtung und der eines an ihnen festgewachsenen zweiten Fadens weiterwachsen, ist eine recht auffällige Erscheinung, deren Ursache nicht sicher erkannt werden konnte. Am meisten annehmbar ist mir die folgende Deutung, für deren Richtigkeit ich allerdings nicht bürgen möchte. Beim Festsetzen des im Spitzenwachsthum sistirten Fadens verbreitert sich derselbe am Ende, ausserdem wird offenbar von ihm ein ziemlich beträchtlicher, seitlicher Druck auf die weiter wachsende Spitze des andern Fadens ausgeübt. Vielleicht wird sie durch diese rein mechanische Ursache zur Seite gedrängt; der aus ihr hervorgehende Zellschlauch zeigt später die Richtungsveränderung an, die ihr aufgezwungen wurde. Ob auch andere bewirkende Momente dabei in Frage kommen, kann ich nicht angeben.

Dass bei der Richtung der wachsenden Spitzen mechanische Einflüsse bisweilen eine Rolle spielen, lässt sich mit Sicherheit aus

1) Ueber die an der Verwachsungsstelle der beiden Fadenspitzen zu bemerkende, auffällige Membranverdickung haben wir bereits in einem früheren Abschnitte dieses Capitels berichtet (p. 210).

dem bereits p. 206 besprochenen Verhalten der einander benachbarten Astausstülpungen einer im Spitzenwachsthum sistirten Terminalzelle und der unter ihr befindlichen Subterminalzelle ableiten. Ein anderes, ähnliches Beispiel, das allerdings nur sehr selten zur Beobachtung kommt, ist das folgende: Wenn die Spitzen zweier Zellreihen unter spitzem Winkel aufeinander treffen, so setzen sie bisweilen beide ihr Wachsthum fort und zwar derart, dass sie, dicht aneinander geschmiegt, längere Zeit einander parallel laufen. Sie werden augenscheinlich durch den gegenseitigen Druck in diese Richtung abgelenkt.

Dass es bei dem Festwachsen ungetheilter junger Schläuche bisweilen zu Gabelungen und andern ähnlichen Erscheinungen kommt, ist bei den oft von verschiedenen Seiten der betreffenden Masche auf den wachsenden Faden zugleich wirkenden Einflüssen nicht auffällig. Bisweilen ist die Ontogenie eines derartigen Gebildes schwer festzustellen. Ob es sich z. B. in Fig. 9, Taf. VII bei dem bereits an einem andern Zweige festsitzenden Schlauchtheil um die directe, ursprüngliche Fortsetzung des Primärfadens oder um eine erst secundär in Folge der Anziehungswirkung entstandene Ausstülpung desselben handelt, ist kaum sicher zu entscheiden. Vielleicht werden manche mit mir der letzteren Anschauung zuneigen, wozu allerdings andere noch zu erwähnende, einwurfsfreiere Fälle auch berechtigen. Es kann an einem auswachsenden Schlauche ohne vorhergehende Membranbildung eine Gabelung der Spitze auftreten. In einem nur einmal in so klarer Ausprägung beobachteten Falle schien die Dichotomie dadurch hervorgerufen zu sein, dass sich in der Nähe rechts und links von der wachsenden Spitze je ein Faden, beide in fast gleicher Entfernung von ihr befand. Möglicher Weise ist durch die von beiden Seiten ziemlich gleich stark wirkende Anziehung eine Gabelung der Spitze bewirkt worden.

Nicht nur auf die Spitze selbst, sondern auch auf etwas weiter zurückliegende Theile jüngerer Schläuche können benachbarte Thallustheile einen Reiz ausüben, worauf bereits im vorigen Absatz hingewiesen wurde. Wenn auch Erscheinungen dieser Art, wie Entgegenwachsen eines beliebigen Schlauchtheiles durch Ausstülpung eines Fortsatzes nach der Anziehungsrichtung hin, verhältnissmässig weit seltener als die Attraction der Spitze selber sind, so lassen sie sich doch bei sorgfältiger Beobachtung leicht constatiren (Fig. 8—10, Taf. VII, siehe auch Figurenerklärung). Etwas ältere Zellen scheinen nicht mehr an beliebigen Partien zum Aussprossen befähigt zu sein, um so mehr ist dies bei jüngeren Schläuchen der

Fall. Die Attraction wirkt also auch auf seitliche, wenn auch nicht mehr in so raschem Wachsthume wie die Spitze befindliche Partien junger Zellen noch ein. Die Membranen lassen sich an diesen Stellen durch die Thätigkeit des Plasmas auch ohne vorherige Querwandbildung innerhalb der betreffenden Zelle zu einseitigem, verstärktem Wachsthum anregen.

An den älteren Theilen eines Fadens treten seitliche Ausstülpungen nur da auf, wo sich eine Querwand gebildet hat; hier ist kein äusserer Reiz in dem ausgeführten Sinne die Veranlassung, die Zweigausstülpung ist vielmehr ebenso wie bei zahlreichen andern Algen offenbar das Resultat innerer Wachsthumsvorgänge, deren Wirken uns völlig dunkel ist.

e) Einige Erscheinungen an andern Pflanzen, die einen Vergleich mit den bei *Microdictyon* beobachteten Verwachsungsphänomenen gestatten.

Am meisten fordert zu einem Vergleich mit *Microdictyon* in der uns hier beschäftigenden Hinsicht eine Reihe von Siphoneen heraus, die man, vielleicht nicht mit Unrecht, als nahe Verwandte unserer Pflanze betrachtet. Von allen diesen habe ich nur *Anadyomene flabellata* lebend untersuchen können. In der That scheinen auch bei dieser zierlich fächerförmig gebauten Alge ähnliche Anziehungen junger Spitzen durch andere Thallustheile vorzukommen, wie bei *Microdictyon*, doch liegen hier die Verhältnisse weniger klar, da bei dieser Pflanze fast von den ersten Jugendstadien an[1]) eine geschlossene Zellfläche vorliegt. Immerhin tritt es deutlich hervor, dass alle auf den beiden Seiten der Thallusfächer sich ausstülpenden Zweigschläuche sich sofort zur Fläche herüberkrümmen und mit ihr verwachsen.

Die bei *Struvea* und Verwandten bemerkbaren Verwachsungen der Fadenspitzen vornehmlich mit älteren Thallustheilen lassen sich vielleicht auch mit den Erscheinungen bei *Microdictyon* vergleichen. Genaueres als Murray und Boodle (II) über dieselben anzugeben, ist

---

1) Vergl. Kützing, Tab. phyc. VII, Taf. 24 und deren Figurenerklärung. *Anadyomene Wrightii* Harv. scheint in ihrer Jugend frei verzweigte Zellfäden zu besitzen, zwischen denen sich erst später die „Zwischenzellen“ entwickeln, welche die Zellfläche ausfüllen (siehe Heydrich, l. c., ferner Askenasy, l. c.: *Anadyomene reticulata* n. sp., bei der dauernd Lücken erhalten bleiben).

mir nicht möglich, da das mir vorliegende Herbarmaterial keine weitergehenden Schlüsse gestattet, wie ja überhaupt die uns hier beschäftigenden Fragen sich an getrockneten Exemplaren nicht lösen lassen. Die englischen Autoren haben nur anatomische Befunde nach Herbarmaterial veröffentlicht, sie berichten nichts über eine Anziehung wachsender Spitzen[1]).

Unsere geringe Kenntniss von den Wachsthumsverhältnissen verschiedener Rhodophyceen mit netzartig verbundenen Thalluselementen haben wir bereits an anderer Stelle (p. 213, Anmerkung) hervorgehoben. Möge Falkenbergs bald zu erwartende Monographie der Rhodomelaceen des Golfes von Neapel wenigstens bei *Halodictyon* diesem Mangel abhelfen.

Eine kurze Erwähnung verdient auch noch der *Ectocarpus*-ähnliche Parasit auf *Cystoseira*, die *Streblonemopsis irritans*[2]), deren netzartige Anastomosenbildung jedenfalls einer genaueren Prüfung in Hinsicht auf die uns hier beschäftigenden Fragen bedarf.

Die bei Pilzen vielfach beobachteten Anastomosen[3]) dürfen wenigstens in so fern zum Vergleich mit den Verwachsungserscheinungen bei *Microdictyon* herangezogen werden, als auch bei ihnen ein Reiz zum Auswachsen von neuen Fäden oder zur Umkrümmung jugendlicher Spitzen zu bemerken ist. Entsprechend der Unzugänglichkeit auch dieser Organismen für die experimentelle Prüfung hat man bisher die Reizursache bei ihnen ebenso wenig wie bei *Microdictyon* feststellen können. Die Auflösung von Membrantheilen der Pilzhyphen, wenigstens so lange sie jung sind, durch die Thätigkeit des Plasmas an der Festwachsungsstelle und die in Folge dessen eintretende Fusion der beiden Zellinhalte hat bei unserer Alge kein Analogon. Bei Pilzen lässt sich viel häufiger als bei *Microdictyon* beobachten, dass die sich einem andern Faden nähernde Hyphenspitze auch auf diesen, ebenso wie er umgekehrt auf sie, einen Reiz ausübt, der sich in einer Entgegenstülpung eines Auswuchses äusserlich zu erkennen giebt.

Die Bedeutung der Anastomosenbildung innerhalb von Plecten-

---

1) Auch *Spongocladia* (Murray und Boodle I) und andere *Cladophora*-ähnliche Formen sind betreffs ihrer anastomosirenden Fäden noch sorgfältiger an lebendem Material zu studiren.

2) Valiante, l. c.

3) Siehe Literaturverzeichniss unter de Bary, Brefeld, Reinhardt.

chymen[1]) für die festere Vereinigung der Gewebeelemente bei Pilzen und Flechten brauche ich nicht hervorzuheben, die Ursachen derselben werden sich wohl nur schwer feststellen lassen. Vor der Hand ist es uns fast immer unmöglich, anzugeben, ob und in wie weit dabei äussere Reize in der von uns für *Microdictyon* constatirten Weise in Betracht kommen.

Ebenso unsicher sind wir ja auch auf dem Gebiete der Anatomie höherer Pflanzen. Die von Nathansohn[2]) ausgesprochene Vermuthung, das Zusammentreffen der Tracheïden sei auf Reizwirkungen zurückzuführen, denen es durch das gleitende Wachsthum ermöglicht werde in Erscheinung zu treten, bedarf weiterer Bestätigung, besonders da das Vorkommen von Gewebeverschiebungen in dieser Ausdehnung bei höheren Pflanzen nicht sicher nachgewiesen ist.

III. Ueber Duplicaturen der Thallusnetze.

Nicht immer bleibt das Zellnetz von *Microdictyon* auf eine einzige Fläche beschränkt. Es kommt bisweilen vor, dass an einer beliebigen Stelle mitten im Thallus ein seitlich-terminal entspringender Zweig aus unbekannten Ursachen etwas schräg nach oben wächst. Er kann sich dann vielfach verzweigen, und zwar in einer Fläche, die der Hauptverzweigungsfläche ziemlich parallel verläuft (Fig. 18, Taf. VII). Bald an dieser, bald an jener Stelle verbindet sich ein Ast dieser Duplicatur wieder mit der Hauptnetzfläche. Trotzdem kann aber dieses Nebennetz manchmal eine recht ansehnliche Ausdehnung gewinnen, weil noch eine Anzahl sich weiter verzweigender Fäden übrig bleibt. Da die beiden Flächen naturgemäss einander sehr nahe gelegen sind, so erfahren die jugendlichen Zweigausstülpungen der einen durch sie anziehende Zweige der anderen wechselseitig Ablenkung nach diesen hin: sie setzen sich nach Herüberkrümmung aus der einen Fläche zur andern an ihnen fest. Hier wird es besonders deutlich, dass von den Fäden ausgehende Reize die eigenartigen Krümmungen der jugendlichen Spitzen aus der Fläche heraus, in der sie sonst gewachsen wären, veranlassen.

Um die Ablenkung der Spitzen auch auf experimentellem Wege zu erkennen, wurden Versuche in folgender Weise gemacht.

---

1) Lindau, Bitter, I, l. c.: Definition des Begriffes „Plectenchym"

2) l. c., p. 685.

Zwischen parallelen Objectträgern, die durch dazwischen geschobene, dünne Splitter nur wenig von einander abstanden, wurden aufeinander gelegte Thallusstücke von annähernd gleicher Grösse mehrere Monate lang kultivirt. Das Endresultat war ein wenn auch nur schwach positives. Nur an wenigen Punkten war wirkliche Verwachsung eingetreten, indem einzelne Spitzen sich an dem gegenüberliegenden Thallusstück befestigt hatten; dagegen liess sich schon an einer grösseren Anzahl jugendlicher Spitzen eine Krümmung des Zellschlauches beobachten, aus der hervorging, dass auch sie sich demnächst an nahe gelegene Zellfäden des fremden Thallusstückes anlegen würden. Der lange Zeitraum, den die Kulturen zur Erreichung dieses Resultates erforderten, ist ein Maassstab für die Wachsthumsgeschwindigkeit unserer Alge.

Hervorzuheben ist noch, dass bei den vorhin besprochenen, natürlichen Duplicaturen eine besondere Neigung zum Aussprossen in den Raum nicht besteht. Mit Ausnahme der beschriebenen Verbindungen der beiden Netze untereinander spielt sich die Verzweigung nur in der betr. Fläche ab. Neigung zur Zweigbildung auf der Ober- oder Unterseite konnte nicht festgestellt werden; das Secundärnetz unterscheidet sich also in dieser Hinsicht nicht von der gewöhnlichen, einfachen Zellfläche.

IV. Ueber Wachsthums- und Verzweigungsintensität bei *Microdictyon*.

Die Fortpflanzungsphysiologie[1]) bei zahlreichen Algen und Pilzen ist durch die Untersuchungen von Klebs in Hinsicht auf

1) Bei dieser Gelegenheit möchte ich mir eine kurze Bemerkung über die Fortpflanzung unserer Alge gestatten. Es ist mir ebenso wie Zanardini (l. c., p. 462) nicht gelungen, die Bildung von Schwärmsporen bei ihr nachzuweisen. Trotz sorgfältigen Studiums der Literatur konnte ich nicht ermitteln, woher Wille's Angabe (l. c., p. 151) „Schwärmsporen können von allen Zellen gebildet werden", der übrigens die zweifelnde Bemerkung einige Seiten vorher widerspricht, stammt.

Ferner sei darauf aufmerksam gemacht, dass die von Wille ebenfalls angenommenen Mittheilungen von Derbès und Solier (l. c.) über die „sporozoïdes" der *Anadyomene stellata* unbedingt einer Nachprüfung bedürfen. Die in den Zellmembranen sich bildende „ouverture circulaire" der französischen Autoren, durch welche die Schwärmsporen ausschlüpfen sollen (Fig. 1, 2, 8, Wille's Copieen: Fig. 97 B, C), sind meines Erachtens die Aussprossungs- oder Anheftungsstellen kleinerer Schläuche, die sich bei dem eigenartigen Wachsthumsprocess der *Anadyomene* auf beiden Seiten der Zellfläche bilden und sogleich mit älteren Nachbarschläuchen verwachsen. Die für

die Wirksamkeit äusserer Bedingungen aufgeklärt worden, betreffs des Einflusses der verschiedenen äusseren Factoren auf das vegetative Wachsthum der Algen sind wir viel weniger unterrichtet.

An *Microdictyon* habe ich während der langen Zeit, in der ich es zuerst in Neapel, später in Deutschland kultivirte, verschiedene Beobachtungen in dieser Richtung machen können. Das frische Material, das ich während des Winterhalbjahrs in Neapel von Zeit zu Zeit erhielt, war durch Weitmaschigkeit ausgezeichnet. Exemplare, die in stetig fliessendem Wasser bei mässiger Beleuchtung (hinter weissen leinenen Fensterblenden) oder gar in ziemlicher Entfernung vom Fenster kultivirt wurden, veränderten sich weniger als solche, die stärker beleuchtet waren und in Gefässen standen, deren Wasser alle zwei Wochen gewechselt wurde, in Folge dessen gewöhnlich eine höhere Temperatur besass als das beständig wechselnde. Beide Factoren, die verschieden starke Beleuchtung und die verschieden hohe Temperatur des umgebenden Mediums bewirkten wohl zusammen im Laufe der Zeit das deutlich bemerkbare Differiren der beiderlei Gruppen von Versuchsexemplaren. Bemerkt mag werden, dass zwecks genauer Prüfung Stücke desselben Exemplares in der angedeuteten Weise gleichzeitig den verschiedenen Kulturbedingungen unterworfen wurden. Die gegen directe Beleuchtung geschützten Stücke hatten eine weit geringere Verzweigung aufzuweisen als die unter stärkerer Beleuchtung und fast durchgängig etwas höherer Temperatur lebenden. An den letzteren habe ich deshalb gerade meine Beobachtungen über die Variabilität des *Microdictyon* machen können.

Durch die mehrfach sich wiederholende Zweigbildung in die Netzmaschen hinein werden diese in stets kleinere Abtheilungen zerlegt. Eine Vergrösserung der Maschen durch intercalares

---

ausgebildete Schwärmsporen angesehenen Kugeln in den Zellen (vergl. die Figuren) möchte ich durch Vacuolisirung des Zellinhaltes erklären, die bisweilen unter ungünstigen Kulturbedingungen auftritt. — Die Abbildungen von Derbès und Solier zeigen nur eine Lage von Zwischenzellen, auf dem Querschnitt kann man sich leicht überzeugen, dass die Zwischenräume von einer Doppellage solcher Zellen ausgefüllt sind, da, wie erwähnt, auf beiden Oberflächen an den älteren Fächerzellen sich junge, bald verwachsende Ausstülpungen entwickeln. Auch De Toni (l. c., p. 367) zieht die Richtigkeit der Angaben von Derbès und Solier betreffs der „*zoogonidia*" in Zweifel.

Wachsthum ist wohl nur in der Nähe des Randes in merklicher Weise vorhanden. Bei der Kultur in stärkerer Beleuchtung blieb die Erweiterung der Maschen durch intercalares Wachsthum jedenfalls weit hinter der verhältnismässig stärkeren Zweigbildung der Zellen zurück.

Die maschenförmigen Zwischenräume zwischen den Zellen oder Zellreihen des *Microdictyon*-Thallus können durch fortgesetzte Zweigbildung und Verwachsung der Spitzen mit in ihrer Nähe befindlichen Maschentheilen manchmal auf derartig geringe Dimensionen herabgesetzt werden, dass eine weitere Verzweigung innerhalb der Fläche unmöglich wird, indem grösstentheils nur kleine Lücken übrig bleiben, theilweise sogar eine völlig lückenlose Verschränkung der jüngsten Verzweigungen ineinander stattfindet. Solche Formen habe ich nach mehrmonatlicher Kultur im Winter bei guter Beleuchtung aus Exemplaren erzielen können, die ziemlich weitmaschig in meinen Besitz kamen.

Nachdem dieses Ziel erreicht ist, benutzt die Alge den letzten Ausweg, der ihr für weiteres Fortsetzen ihrer Sprossungsthätigkeit im Innern des Netzes offen steht: die nunmehr auftretenden Verzweigungen entspringen entweder überhaupt nicht mehr in der Fläche oder wenden sich wenigstens gleich in schräger Richtung aus derselben heraus. Die Zellen älterer Zweige, deren jede beiderseits akroskop je eine — oft sogar dicht darunter noch eine — Zellreihe resp. Zelle abgegliedert haben, zeigen jetzt ebenfalls akroskop, aber um 90° gedreht, auf der Oberseite, bisweilen auch unterseits Ausstülpungen. Diese sind schon durch ihre Wachsthumsrichtung (unter ziemlich grossem Winkel von der Fläche ausgehend) den früher geschilderten Attractionseinflüssen mehr entrückt, als die mehr oder minder genau innerhalb der Netzfläche ausgesprossten und fortwachsenden Zellfäden. In jenen Fällen natürlich, wo durch unbekannte Verhältnisse schon von vornherein ein schräges, nur wenig aus der Ebene sich erhebendes Aussprossen bedingt ist, wird ein Anziehen der wachsenden Spitze durch ältere Theile in der Netzfläche leicht eintreten können. Dagegen werden die auf der Ober- oder Unterseite entspringenden Zweige, je weiter sie wachsen, um so mehr den Einflüssen des Flächennetzes entzogen. Sie treten an den fast ausgefüllten Netzen bisweilen in ziemlicher Zahl auf, doch scheint ihr weiteres Wachsthum, wenigstens unter den dargebotenen Kulturbedingungen, ein ziemlich langsames zu sein (Fig. 20, Taf. VII). Nur vereinzelt wurden an ihnen be-

reits in den Raum gerichtete Verzweigungen wahrgenommen. Hierin unterscheiden sie sich von den Netzduplicaturen, die früher behandelt worden sind und die eine Verzweigung in den Raum nicht zeigten. Dem Einwand, dass man es hier mit Rhizinen zu thun habe, wird ausser durch die Feststellung der späteren Verzweigung noch besonders durch den Hinweis auf die Gestalt dieser Auswüchse aus der Thallusfläche begegnet. Sie sind fast cylindrisch und nur die Spitze hat die Form einer Halbkugel (Fig. 20, Taf. VII).

V. Ueber das Verhalten der Einzelzellen und der Zellfäden beim Tode ihrer Nachbarzellen oder bei ihrer Lostrennung vom übrigen Thallus.

Der Tod einer Zelle übt einen Reiz auf die Nachbarzellen aus, der sich bei der darüber gelegenen Zelle und den Basalzellen der eventuell von ihr entspringenden Zellreihen wohl stets durch Auswachsen in Form eines mehr oder minder gekrümmten, am Ende manchmal verzweigten Schlauches zu erkennen giebt. Dieser ist immer dünner als ihre eigene Dicke und wird nach vorne zu fast immer enger.

Die unter der toten Zelle gelegene dagegen reagirt nicht in dieser Weise. Sie stülpt sich in Form einer halbkugeligen Kuppe vor, so dass es aussieht, als sei sie das terminale Ende eines frei gewachsenen Fadens am Thallusrande.

Es kommt also hierbei der polare Gegensatz zwischen Spitze und Basis jeder einzelnen Zelle zum Vorschein, der sich ähnlich ausspricht, wenn eine einzige Zelle von *Microdictyon* isolirt wird.

Uebrigens bedarf es keineswegs stets so energischer, äusserer Eingriffe, wie es der Tod einer ganzen Zelle ist, um basales, schlauchförmiges Auswachsen zu veranlassen. In einem Falle sah ich an einer Hauptverzweigungsstelle im Netz, wie die betr. Basalzelle der geraden Fortsetzung des Ursprungsfadens von der darunter gelegenen Zelle bei Seite gedrängt wurde, indem diese ihrerseits in gerader Richtung terminal ausgewachsen war und schon eine neue Spitzenzelle abgegliedert hatte. Unterdessen hatte die obere Zelle schon einige kurze, schlauchförmige Auswüchse seitwärts nach unten getrieben. Wenn überhaupt ein störender Einfluss von aussen diese Erscheinung hervorgerufen hat, so kann er nur eine

sehr geringe Intensität besessen haben. Das energische Auswachsen der unteren Zelle in gerader Richtung nach oben könnte sogar den Gedanken nahe legen, die ganze Erscheinungsfolge rühre von einem Wachsthumsantrieb der unteren Zelle her, der ausnahmsweise zu keiner Zweigbildung führte.

Besonders hervorgehoben zu werden verdient die Thatsache, dass auch die Terminalzellen im Spitzenwachsthum sistirter Zweige beim Absterben der Zelle, welche dies Aufhören des Wachsthums bewirkt hatte, in dieser rhizinenartigen Schlauchform an der Spitze auswachsen. Für die Umkehrung der Wachsthumstendenzen lässt sich dies Phänomen jedoch nicht ebenso verwenden wie das basale Aussprossen dieser terminalen Zellen, denn auch sonst, besonders am Rande des Netzes kommt häufig schlauchförmiges Aussprossen der Terminalzelle vor[1]). Sie ist eben zu beiden Arten des Wachsthums, zu weiterem rein vegetativen Verhalten und zur Umwandlung in eine lang-schlauchförmige Rhizine befähigt; je nach den Umständen wird sie zum einen oder zum andern. Möglicher Weise haben die Fadenspitzen im Zellnetz mehr die Tendenz zur Rhizinenbildung als die des Randes; dass es jedoch Randzellen giebt, die niemals terminale Rhizinen bilden können, möchte ich bezweifeln, wenngleich die terminalen Zellen der Hauptäste vielleicht weniger dazu neigen, als die Spitzen ihrer grösseren Auszweigungen.

Betreffs der Veranlassung zur Bildung terminaler Rhizoiden an den Randfäden vieler *Microdictyon*-Exemplare möchte ich folgende Angaben machen: In Neapel habe ich durchgängig nur Thalli gesehen, die ihren basalen Befestigungsapparat bereits eingebüsst hatten; statt dessen waren Ersatz-Rhizoiden gebildet worden, theils an der Basis der grossen Hauptäste, theils am Rande an den Spitzen und auch an anderen Stellen im Thallusnetz, wenn dort Verletzungen eingetreten waren. Es hat sich mir die Ansicht aufgedrängt, dass eine Beziehung zwischen der Entwickelung der terminalen Rhizinen und dem Fehlen einer genügenden basalen Befestigung bestehe. Es wird sich bei unseren jetzigen Kenntnissen wohl kaum feststellen lassen, was für ein Einfluss auf die doch immerhin ziemlich unabhängigen Zellen dieses Algenthallus auf so grosse Entfernungen hin wirkt, denn die neapolitanischen *Micro-*

[1]) Ueber Auswachsen einer Rhizine an der terminalen Verwundungsstelle von *Anadyomene*-Zellen siehe Küster, l. c.

dictyon-Stücke, die ich lebend untersucht und längere Zeit kultivirt habe, waren theilweise von recht ansehnlichen Dimensionen. Nirgends aber habe ich den primären Befestigungsstrang an dem lebenden Material, das mir vorlag, gesehen[1]). Die Pflanze scheint an bestimmten Standorten, wie z. B. im Schutze der faserigen Hüllen der *Posidonia*-Rhizome, auch ohne ihn auskommen und vegetiren zu können. Wie lange Zeit sich allerdings diese isolirten, terminal-strahlig weiter wachsenden Individuen zu erhalten vermögen, darüber kann ich bei meiner noch beschränkten Beobachtungsdauer nichts Bestimmtes angeben. Jedenfalls spricht das ausschliessliche Vorkommen dieser Form während des ganzen Winters bei Neapel, ebenso wie die leichte Kultivirbarkeit während und nach dieser Zeit für die Möglichkeit, dass die Pflanze sich in diesem Zustande unbegrenzt erhalten kann.

An isolirten Fäden bemerkt man, vornehmlich wenn sie aus mehreren Zellen zusammengesetzt sind, besonders häufig eine Neigung zur Zweigbildung nach verschiedenen Richtungen des Raumes. Abgesehen von dem rhizoidalen Auswuchs am Grunde der Basalzelle bilden sämmtliche Fadenglieder ausser der Terminalzelle akroskope Zweige von gewöhnlichem, nicht rhizoidartigem Charakter. Während dieselben jedoch im Netzverband des *Microdictyon*-Thallus meist sämmtlich in einer Fläche sich ausbreiten und nur auf den beiden Flanken jeder Einzelzelle zu entstehen pflegen, giebt sich bei den durch äussere Eingriffe losgetrennten Fäden eine unregelmässige Aussprossung kund: die Zellen lassen nicht mehr die beiden Flanken als fast alleinige Ausgangspunkte für Verzweigungen erkennen, sie können dieselben vielmehr nach den verschiedensten Seiten hin bilden, aber mit Ausnahme der Terminalzelle stets akroskop und unter schrägem Winkel von der Basis des Ursprungsfadens ab-, seiner Spitze zugekehrt. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Lostrennung eines *Microdictyon*-Fadens aus dem Netz trotz sonstiger Intactheit der Zellen auffällige Störungen in seiner sonst so regelmässigen Verzweigung hervorruft. Wir sehen uns daher genöthigt, ein gewisses Ab-

[1]) Auch an den mir im Juli von der Neapler Station übersandten, lebenden Exemplaren, die sich durch Ueppigkeit und Grösse von den im Winter beobachteten Pflanzen merklich unterschieden, waren keine centralen Befestigungsstränge, wie sie bei *Anadyomene* und bei *Microdictyon Calodictyon* stets vorhanden sind, zu finden. An den *M. umbilicatum*-Exemplaren verschiedener Museen konnte ich ebenfalls kein centrales Haftorgan nachweisen, wie übrigens selbst an grossen Netzen ein eigentliches Centrum fehlte.

hängigkeitsverhältniss unter den Theilen des Thallus anzunehmen, das bei Ablösung kleinerer Stücke in diesen nicht mehr erhalten bleibt, woraus das abweichende Verhalten derselben bezüglich ihrer Verzweigung erklärlich erscheint. Bald werden wir Gelegenheit haben, auf die Bedeutung hinzuweisen, die in der Natur eine derartige Vernichtung des ursprünglichen Zusammenhanges auf den Habitus mancher *Microdictyon*-Exemplare haben kann.

Diese allseitige, der Zweigbildung der Cladophoren entsprechende Aussprossung ist bisweilen vereinzelt auch an Exemplaren zu bemerken, deren Fäden scheinbar unversehrt untereinander in Verbindung stehen. Berücksichtigt man jedoch, dass sowohl beim Dredschen als auch beim Lostrennen der Pflanzen von ihrem Befestigungsort (meist *Posidonia*-Rhizomen) und später beim mikroskopischen Beobachten besonders am Rande leicht Zerrungen und Biegungen stattfinden, die einer Isolirung von einzelnen Fäden gleichkommen, so wird man verstehen, dass ähnliche Verhältnisse wie an isolirten Fäden auch an Partien des zusammenhängenden Netzes eintreten können, die durch irgend welche Eingriffe nicht mehr mit den übrigen Theilen des Thallus in ungestörter Verbindung sind.

VI. Ueber die Beziehungen des *Microdictyon Spongiola* Berthold zu *M. umbilicatum*.

Das lockere Zellnetz von *Microdictyon* hat natürlich bei Weitem nicht die Festigkeit, welche die geschlossene, starre Zellfläche von *Anadyomene* besitzt. Diese kann daher selbst am Meeresniveau, dem Wogendrang der Brandung an den von ihr bewohnten Klippen ausgesetzt, ungehindert ihre bogigen Fächer entfalten. Wird dagegen ein Theil des zierlichen *Microdictyon*-Gerüstes durch einen Zufall an eine ähnliche Stätte verschlagen, so wird die elementare Gewalt der Wasserbewegung am Niveau es wohl nie gestatten, dass der festgesetzte und nun weiter wachsende Thallus sich so gleichmässig ausbreitet, wie er es an seinem gewöhnlichen Standorte im Schutze der *Posidonia*-Rhizome in einer Tiefe vermag, die eine so heftige Wasserbewegung, wie sie am Niveau häufig wiederkehrt, vielleicht niemals aufzuweisen hat. Dass dabei nothwendiger Weise vielfach ein Zusammenbiegen oder Einknicken der Fäden am Grunde erfolgt, scheint mir selbstverständlich.

Im Gefolge dieser Störungen werden vielfach jene Veränderungen in der Verzweigung eintreten, die wir früher an einzelnen abgetrennten Fäden kultivirter Exemplare beobachten konnten: Die Regelmässigkeit der Aussprossung in einer Ebene geht mehr oder weniger verloren, die Verzweigung wird allseitig. Dadurch dass verschiedene Aeste sich in ähnlicher Weise verzweigen, hier und dort auch bei genügender Annäherung ihrer Verzweigung sich in der mehrfach erwähnten Weise mit einander vereinigen, entsteht ein schwammiges Polster, das sich durch seine Verflechtung und Verwachsung eher gegen den Wogendrang in seiner Gestalt zu erhalten vermag als das gewöhnliche Flächennetz. Fig. 21, Taf. VII stellt einen allseitig verzweigten Faden dar, aus einem kleinen Thallusstück, das ursprünglich das Flächennetz des gewöhnlichen *M. umbilicatum* zeigte. Die in lebhaftem Wachsthum befindlichen Zweige zeigen fast alle nur wenig Anastomosen und lange Zellglieder an den nach verschiedenen Richtungen weiterwachsenden Fäden.

Berthold führt in seinem Verzeichniss der Algen des Golfes von Neapel *Microdictyon Spongiola* als neue Species auf:

„Bildet lockere, kuglige, schwammähnliche Räschen auf *Peyssonelia squamaria* und *P. rubra*. Die Zweige stehen allseitig von den Achsen ab und sind nicht so regelmässig mit einander verwachsen wie bei *M. umbilicatum*".

Die Merkmale, auf welche hin diese Art begründet wird, lassen sich zusammenfassen in der einen Eigenschaft, dass hier eine Verzweigung im Raum stattfindet, die man bei *M. umbilicatum* bisher niemals gefunden hatte[1]). Auffällig ist, dass in einigen späteren Arbeiten systematischen Inhalts, die sich mit *Microdictyon* und seinen Verwandten beschäftigen, an keiner Stelle dieser eigenthümlichen Form gedacht wird, trotzdem ihr Bekanntwerden doch eine Veränderung in der Gattungsdiagnose hätte hervorrufen sollen.

---

1) *Microdictyon Schmitzii* Miliarakis (l. c.) soll ähnlich gebaut sein. De Toni (l. c., p. 362) zweifelt an der Selbstständigkeit dieser Art, er sagt sub *M. Spongiola* Berth.: „An ab hoc differt *M. Schmitzii* Mil. an potius Boodlea?"

Die Angaben J. G. Agardh's über die Systematik von *Microdictyon* sind mir erst nach Abschluss meiner Untersuchungen bekannt geworden. Seine Vermuthung, *M. Spongiola* und *M. Schmitzii* seien Jugendformen der später flächenförmig sich ausbreitenden Pflanzen (p. 104) ist von geringem Werthe, da ihm keine der beiden „globosen" Formen vorgelegen hat und da er von der nur durch längere Kultur feststellbaren Variationsfähigkeit unserer Alge naturgemäss keine Kenntniss haben konnte.

Die Prüfung des von Berthold in der zoologischen Station zu Neapel zurückgelassenen Alkoholmateriales von *M. Spongiola* bestärkte mich trotz des in der That recht abweichenden Habitus in meiner Vermuthung, es möchte sich die specifische Trennung dieser Form von *M. umbilicatum* nicht aufrecht erhalten lassen.

Andere Merkmale als die von Berthold angeführten habe ich nicht ermitteln können. Die Verzweigungen sind bei dem spärlichen Material meist etwas entfernter von einander als es gewöhnlich bei *M. umbilicatum* der Fall ist, die einzelnen Zellen sind mehrmals länger als breit, doch ist ein derartiges Verhalten, wie aus der vorhergehenden Schilderung zu ersehen, bei nur in der Fläche sich verzweigenden *Microdictyon*-Exemplaren ebenfalls anzutreffen, besteht doch gerade in dieser Hinsicht eine bemerkenswerthe Variabilität, die sich mindestens theilweise sicher auf die Verschiedenheit äusserer Bedingungen zurückführen lässt (vergl. Fig. 21, Taf. VII den sicher von *M. umbilicatum* abstammenden Faden). Betreffs der Richtung der Verzweigungen bei *M. Spongiola* sei bemerkt, dass ausser Aesten mit allseitiger Verzweigung auch solche vorkommen, deren Zweige ziemlich oder ganz in einer Ebene liegen: also ebenso wie bei der gewöhnlichen Form des *M. umbilicatum.*

Berthold war völlig berechtigt, auf Grund seiner Befunde an dem augenscheinlich nur einmal in beschränkter Menge ihm zugänglich gewordenen Material eine neue Art aufzustellen. Unsere Erfahrungen mit typischem *M. umbilicatum* in der Kultur machen es jedoch wahrscheinlich, dass eine scharfe Grenze zwischen den beiden von ihm unterschiedenen Formen nicht besteht, dass vielmehr unter gewissen Bedingungen die eine in die andere übergeht.

M. umbilicatum scheint vornehmlich in 10—15 m Tiefe vorzukommen: Falkenberg I, p. 231, Berthold I, p. 496, nur vereinzelt hat letzterer es auch am Niveau gefunden. Von dem nur einmal gesammelten *M. Spongiola* hebt er hervor, der Standort sei dicht unter dem Niveau gewesen. Diese Angaben stimmen mit unseren Versuchsergebnissen überein: stärkere Beleuchtung ergab im Laufe der Zeit nach mehr oder minder intensiver Sprossung innerhalb der Netzfläche auch Zweigbildung in den Raum hinein. Wir sehen hier zunächst ab von der Verzweigung isolirter Fäden, ihre Sprossbildung nach den verschiedenen

Seiten des Raumes ist bereits eingehend besprochen worden. (Cap. V.)

Die Thatsache, dass auch das flächenförmige *M. umbilicatum* bisweilen am Niveau gefunden worden ist, lässt sich nicht als Argument gegen unsere Auffassung verwenden, denn die Bedingungen können natürlich auch am Niveau sehr abweichende sein; durch Schutz gegen Wellenschlag, sowie durch schattige Lage können ähnliche äussere Verhältnisse geschaffen werden wie sie in grösseren Tiefen herrschen. Ferner ist es auch noch fraglich, wie lange die von Berthold beobachteten Exemplare sich schon an jenem Standort befanden, ob sie sich nicht erst seit kurzer Zeit dort festgesetzt hatten[1]).

Der Hauptfactor bei der Umwandlung der meist so regelmässigen Zellfläche in die globose Form ist sicherlich die starke Wasserbewegung, die an exponirten Orten am Niveau herrscht (vergl. Capitel V). Gewisse kleine Versuchsstücke, die durch oftmalige mikroskopische Prüfung ähnliche Störungen erfuhren wie sie am Niveau häufig vorkommen müssen, zeigten beim Abschluss der vorliegenden Arbeit an fast allen Theilen reichliche Verzweigungen nach allen Seiten des Raumes (vergl. Fig. 21, Taf. VII). Dabei ist zu bemerken, dass die lebhaft wachsenden, jugendlichen Thallustheile aus ansehnlich langen Zellgliedern gebildet werden, was ja auch für Berthold's Originalmaterial von *M. Spongiola* hervorgehoben wurde[2]).

Bei der Beurtheilung der Lichtintensität, die *M. umbilicatum* an seinen gewöhnlichen Standorten geniesst, ist zu berücksichtigen, dass es meistens im Schatten der *Posidonia*-Rasen an den Rhizomen dieser Pflanze vegetirt. Es ist nicht möglich, seine gewöhn-

---

1) Es führt auf jeden Fall zu Missverständnissen, wenn Reinke (I, p. 143) allgemein von den „schwimmenden" Netzen von *Microdictyon* spricht. Es mögen einzelne Theile eines Thallus bisweilen losgelöst werden und längere oder kürzere Zeit frei umherflottiren. Ich selbst kenne die Alge jedoch nur im festsitzenden Zustande, besonders an *Posidonia*-Rhizomen und mit *Peyssonelia* zusammenwachsend. Das augenscheinlich im Vergleich zu dem gewöhnlichen Vorkommen in 10—15 m Tiefe weit seltenere Auftreten der Pflanze am Niveau (Berthold I, p. 496) ist allerdings möglicher Weise auf unfreiwillige Ortsveränderung durch die Bewegung des Meeres zurückzuführen.

2) Auch das *M. Schmitzii* Miliarakis soll diese Eigenschaft und zwar in besonders hervorragendem Maasse besitzen (nach De Toni). Die Beschreibung und Abbildung bei Miliarakis zeigt jedoch das Gegentheil. Da ich diese Pflanze nicht selbst gesehen habe, so muss ich mich natürlich jedes Urtheils über sie enthalten.

liche Entwickelung in nur einer Fläche allein mit diesen Lichtverhältnissen in Beziehung zu bringen. Die Constitution der Pflanze spielt hierbei sicher eine Hauptrolle, denn mit ihr vergesellschaftet leben Cladophoren mit allseitig verzweigtem Thallus. Dass unsere Alge trotzdem durch gewisse äussere Factoren zur Aenderung ihrer Verzweigungsrichtung bestimmt werden kann, glauben wir zur Genüge gezeigt zu haben. Wie weit intensivere Beleuchtung dabei möglicher Weise mit bestimmend wirkt, ist aus unseren Angaben in Capitel IV, p. 220 zu ersehen.

Das seltene Vorkommen des *M. Spongiola* könnte, wenn man unseren Identitätsnachweis mit *M. umbilicatum* gelten lässt, die Frage nahe legen, ob es vielleicht nicht dauernd existenzfähig sei und nur von Zeit zu Zeit aus einzelnen Stücken eines *M. umbilicatum*-Netzes entstehe, die in Folge gewaltsamer Abtrennung irgend welcher Art unter diese ungewohnten Bedingungen gelangt seien. Diese in so vielen Fällen recht heikle Frage, die sich mit der Abgrenzung des normalen Wachsthums gegen das anormale befasst — wenn man überhaupt eine derartige Unterscheidung anerkennen will —, bleibt bei unserem Untersuchungsobjecte besser unerörtert, da wir über seine Lebensbedingungen denn doch viel zu wenig unterrichtet sind.

Dem Zuge der Zeit folgend, würden wohl viele Forscher im Anschluss an das zuletzt behandelte Variiren, die räumliche Verzweigung der *Microdictyon*-Fäden betreffend, Gelegenheit nehmen, sich phylogenetischen Speculationen hinzugeben. Man wird auf die Entdeckung dieses „Rückschlages" grosses Gewicht legen und durch ihn den „Anschluss" an *Cladophora* als noch mehr gefestigt ansehen. Die Unfruchtbarkeit dieses Beginnens ist von verschiedenen Seiten bereits genügend beleuchtet worden. Ich persönlich halte meine Aufgabe mit dem Nachweis eines Zusammenhanges der beiden von Berthold unterschiedenen Microdictyen unter sich für erschöpft: diese Frage ist experimenteller Prüfung zugänglich. Für die „Möglichkeit" des phyletischen Zusammenhanges zwischen den Cladophoren und *Microdictyon* lassen sich höchstens Wahrscheinlichkeitsgründe, nie ein stricter Beweis anführen. Meines Erachtens sollte man sich doch nur mit beweisbaren Möglichkeiten abgeben, ihrer Natur nach in der Luft schwebende Anschauungen dagegen unerörtert lassen. Wir haben vor allem den Variationsbereich der Organismen unter den verschiedenen äusseren Bedingungen festzustellen. Damit erreichen wir etwas Positives, das uns

eventuell auf allgemeine Gesetze der organischen Gestaltung leiten kann. Darf die phylogenetische Forschungsrichtung, die doch immer nur mögliche Zusammenhänge zwischen den Einzelformen erörtert, denselben Anspruch auf Beachtung erheben?

Schlussbemerkungen.

Der Thallusaufbau von *Microdictyon* weist verschiedene Eigenthümlichkeiten auf, die vom zellphysiologischen Standpunkt aus betrachtet, entschieden auch von hohem allgemeinem Interesse sind. Ich führe daher die Hauptergebnisse der vorliegenden Studie dem Leser nochmals vor Augen.

Wachsende Fadenspitzen haben in hohem Maasse die Fähigkeit, aus dem rein vegetativen in einen rhizoidenartigen Zustand überzugehen (siehe die Vorbemerkungen und Capitel II, p. 211). Wir haben (besonders in Capitel V) versucht, die Bedingungen zu diesem Verhalten zu ermitteln.

Wir stellten ferner fest, dass beim Festwachsen von Fadenspitzen die Aussprossungen der Terminalzelle, bisweilen sogar noch der bereits abgegliederten Subterminalzelle basiskop erfolgen mit rückwärts gekehrter Wachsthumsrichtung, im Gegensatz zu der gewöhnlichen akroskopen Zweigbildung, die schräg aufwärts gerichtet ist.

Für Richtungsänderungen wachsender Schläuche, in Folge von Zusammentreffen mit anderen hindernden Thalluspartien liessen sich mechanische Momente verantwortlich machen, ebenso für die Einbuchtungen, die jugendliche Fadentheile durch festwachsende Spitzen anderer Fäden bisweilen erfahren.

Wachsende Fadenspitzen werden durch benachbarte Thalluspartien in ihrer Wachsthumsrichtung beeinflusst, sie krümmen sich meist nach der Seite hin, wo das nächste Thallusstück liegt. Auch nicht terminale, aber noch jugendliche Schlauchtheile vermögen Ausstülpungen nach in ihrer Nähe gelegenen Thalluselementen hin zu treiben. Vermuthungsweise wurde die Meinung geäussert, dass ein chemisches Agens diesen Reizerscheinungen als Ursache zu Grunde liege.

Am Schluss des zweiten Capitels behandelt ein kurzer Excurs ähnliche Erscheinungen wie die Verwachsungen bei *Microdictyon* bei anderen Pflanzen, wobei allerdings mit Ausnahme der Anastomosen bei Pilzen wenig sichere Vergleichungspunkte vorhanden waren aus Mangel eingehender Studien, die über diesen

für manche Fragen der Gewebebildung wichtigen Gegenstand hätten Aufschluss geben können.

Die vereinzelt nachgewiesenen Duplicaturen des Thallusnetzes können verschieden grosse Ausdehnung gewinnen, theilweise sich auch hier und da mit dem ihnen parallel verlaufenden Hauptnetz ebenso wie absichtlich übereinander gelegte Thallusstücke verbinden.

Wirkliche Aussprossungen in den Raum werden von den Duplicaturen nicht gebildet, sie können jedoch auf verschiedene Weise zu Stande kommen. An Thallusstücken, deren Maschen durch fortwährende Zweigbildung in der Netzfläche fast oder ganz ausgefüllt waren (was nur nach langdauernder Kultur beobachtet werden konnte), gab sich eine deutliche Tendenz zur Bildung von Sprossen auch auf der Oberfläche des Netzes, d. h. in den Raum hinein, kund.

Eine weit ausgiebigere Gelegenheit, räumliche Verzweigung der *Microdictyon*-Fäden zu erreichen, hat man bei der Isolirung einzelner Fäden oder wenigstens kleinerer Stücke des Thallus. Im Anschluss daran führten wir im letzten (VI.) Capitel eingehend aus, unter welchen Bedingungen wir uns das räumlich verzweigte, schwammartige Thalluspolster des *M. Spongiola* aus *M. umbilicatum* entstehen denken. Es ist uns gelungen, den Berthold'schen *M. Spongiola*-Originalien ähnliche Polster aus typischem *M. umbilicatum* zu erziehen.

Trotz aller in dieser Hinsicht für die räumliche Verzweigung positiven Versuchsergebnisse sei nochmals darauf hingewiesen, dass die Neigung, seine Verzweigungen in nur einer einzigen Fläche zu entwickeln, unserem Organismus in hohem Maasse innewohnt und dass diese Verzweigungsart keineswegs etwa bloss durch die Bedingungen seines gewöhnlichen, natürlichen Standortes hervorgerufen wird.

Es sei mir gestattet, zum Schluss für die vielfache Unterstützung, die mir bei dieser Arbeit zu Theil wurde, meinen herzlichen Dank auszusprechen. Die Benutzung eines Arbeitstisches in der zoologischen Station zu Neapel während eines halben Jahres wurde mir durch die gütige Erlaubniss des kgl. preussischen und des kgl. sächsischen Kultusministeriums ermöglicht, wobei ich mich der Fürsprache meines verehrten Lehrers, des Herrn Geh. Hofrathes Prof. Dr. Pfeffer, erfreute. Die Förderung, welche die an der zoologischen Station zu Neapel arbeitenden Biologen durch die vortreffliche Organisation dieser Anstalt erfahren, ist allgemein bekannt. Herrn Geheim-

rath Prof. Dr. Dohrn und den zahlreichen übrigen Herren, die an dieser Stätte ernster Wissenschaft wirken, nochmals vielen Dank. Besonders aber möchte ich noch der unermüdlichen Fürsorge des Cav. Dott. S. Lo Bianco gedenken, der mich stets durch Beschaffung des Materiales für die vorliegende und für anderenorts zu veröffentlichende Studien unterstützte. Die Herbarien zu Berlin, Hamburg und Wien standen mir beim Studium von Vergleichsmaterial dank der zuvorkommenden Liebenswürdigkeit der Herren Prof. Dr. Hieronymus, Major Reinbold und Dr. Zahlbruckner zur Verfügung.

Literatur-Verzeichniss.

J. G. Agardh, Analecta algologica. Observationes de speciebus algarum minus cognitis earumque dispositione. Continuatio I. Lunds Universitets Års-Scrift, T. XXIX, II. Abth., No. 9, p. 104.

E. Askenasy, Algen in „Forschungsreise S. M. S. Gazelle", Theil IV: Botanik. Berlin, Mittler & Sohn, 1888.

A. de Bary, Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien, Leipzig 1884, p. 2 ff., 19.

G. Berthold, I. Ueber die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichniss der bisher daselbst beobachteten Arten. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel, Bd. III, p. 496.

— —, II. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botanik, XIII, p. 569 ff.

G. Bitter, I. Ueber maschenförmige Durchbrechungen der unteren Gewebeschicht oder des gesammten Thallus bei verschiedenen Laub- und Strauchflechten. Festschrift für Schwendener, p. 122, Anm.

— —, II. Zur Anatomie und Physiologie von *Padina Pavonia*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XVII, p. 267, 268.

O. Brefeld, Schimmelpilze III, p. 16 ff., 103.

Derbès et Solier, Sur les organes reproducteurs des algues. Ann. sc. nat., III. Sér.; Botanique, Vol. XIV; Cahier V. pl. 32, fig. 1—10.

P. Falkenberg, I. Die Meeresalgen des Golfes von Neapel. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel, Bd. I.

P. Falkenberg (und Fr. Schmitz), II. Rhodomelaceae in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien I, 2, p. 413, 475—477, 479.

W. Harvey, Phycologia australis, Vol. I, tab. XXXVII (*Halodictyon*), XL (*Thuretia*) L (*Microdictyon*).

Ferd. Hauck, Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland etc., Bd. II, p. 466.

F. Heydrich, Beiträge zur Kenntniss der Algenflora von Kaiser-Wilhelms-Land (Deutsch-Neu-Guinea). Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., X, p. 461, Taf. XXIV.

G. Hieronymus, Zur Kenntniss von *Chlamydomyxa labyrinthuloides* Archer. Hedwigia, Bd. XXXVII, p. 19.

E. Küster, Ueber Vernarbungs- und Prolificationserscheinungen bei Meeresalgen. Flora 1899, Bd. LXXXVI, p. 144, 145.

F. T. Kützing, I. Species algarum, p. 511, 512.

— —, II. Tabulae phycologicae VII, tab. 24 *(Anadyomene)*, tab. 25 *(Microdictyon)*,

G. Lindau, Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Gyrophora*. Festschrift für Schwendener, p. 28.

S. Miliarakis, Beiträge zur Kenntniss der Algenvegetation von Griechenland. Die Meeresalgen der Insel Sciathos, 1. Lieferung, Athen 1887, p. 13, Fig. B, C d. Tafel.

C. Montagne, Plantae cell. Canar., p. 180, Tab. 8, Fig. 1.

G. Murray and L. Boodle, I. On the structure of *Spongocladia* Aresch. (*Spongodendron* Zanard.) with an account of new forms. Annals of Botany, II, p. 169—175.

— —, II. A structural and systematic account of the genus *Struvea*. Annals of Botany, Vol. II, 1888, p. 265 ff, Taf. XVI.

G. Murray, III. On *Boodlea*, a new genus of Siphonocladaceae. Journ. of the Linnean Society, Vol. XXV; Botany, p. 243 ff., Taf. XLIX.

A. Nathansohn, Beiträge zur Kenntniss des Wachsthums der trachealen Elemente. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXII, p. 685.

Th. Reinbold, Meeresalgen in: Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Prof. Dr. Schauinsland, 1896/97). Abh. d. Nat. Ver. Bremen, XVI, p. 289.

M. O. Reinhardt, Das Wachsthum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntniss des Flächenwachsthums vegetabilischer Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIII, p. 500.

J. Reinke, I. Lehrbuch der Botanik, p. 143, Fig. 108.

— —, II. Abhandlungen über Flechten. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 402: *Anzia*.

Sonder, Algae Roscherianae, p. 81, Taf. I, 5—11. Botanik von Ost-Afrika, Sep.-Abdr. aus: von der Decken's Reisen. Leipzig u. Heidelberg 1879.

G. B. de Toni, Sylloge Algarum, Vol. I: Chlorophyceae, p. 361 ff.

Valiante, Sopra un *Ectocarpea parasita* della *Cystoseira opuntioides* — *Streblonemopsis irritans*. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel, Bd. IV, 1883, p. 489.

Velley, Description of *Conferva umbilicata*, a new plant, from New South Wales. Transact. of the Linnean Society V, p. 169, tab. 7. Betreffs der dieser ersten Beschreibung unserer Alge zu Grunde liegenden forma *robusta* vergl. die oben citirte Arbeit von Reinbold.

N. Wille, Siphoneen in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien I, 2, besond. p. 151.

G. Zanardini, Iconographia phycologica mediterraneo-adriatica. Scelta di ficee nuove o più rare del mare adriatico. Memorie dell' Istituto Veneto, X, p. 461 ff., Taf. XXVIII des Bandes (XIX des Werkes).

Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren wurden nach lebendem Material von *Microdictyon umbilicatum* gezeichnet. Die neben verschiedenen Fäden gezeichneten Pfeile geben zum besseren Verständniss deren ursprüngliche Wachsthumsrichtung an.

Tafel VII.

Fig. 1. Beginn des Festwachsens einer Fadenspitze an einem anderen Faden desselben Thallus. Membranverdickung der anwachsenden Spitze.

Fig. 2. Zwei festgewachsene Spitzen, deren Membranverdickungen sich bereits an der Anheftungsstelle mehr abgeplattet haben als die in Fig. 1. Bei *a* hat die sich festsetzende Spitze einen ziemlichen Druck auf die jugendliche Zelle, an welche sie sich anlegt, ausgeübt, die letztere zeigt daher an der Verwachsungsstelle eine ansehnliche Einbuchtung.

Fig. 3. Zwei Fadenspitzen haben sich aufeinander zugebogen und sind schräg miteinander verwachsen. Entsprechend ihrer Lage tritt bei jeder von ihnen nur eine einseitige Membranverdickung und zwar nach aussen auf.

Fig. 4. Zwei Fadenspitzen, die fast genau aufeinander zugewachsen sind, haben sich aneinander abgeplattet. Die seitlich-terminale Membranverdickung greift als gleichmässiger Bogen links und rechts über die beiden Spitzen hinweg, als wenn sie einem einheitlichen Faden angehörten.

Fig. 5. Ablenkung eines wachsenden Schlauches durch eine festwachsende Spitze (bei *a*). Bei *b* hat sich der abgelenkte Schlauch an einen anderen Faden festgesetzt. Zugleich ein Beispiel für die ungemein verschiedene Länge der einzelnen Zellen.

Fig. 6. Ebenfalls Ablenkung einer wachsenden Fadenspitze durch eine andere, sich festsetzende Spitze, hier hat der abgelenkte Schlauch an seiner Umknickungsstelle eine Quermembran gebildet.

Fig. 7. Anziehung einer wachsenden Fadenspitze durch benachbarte Thalluspartien. Sie hat sich bei *a* festgesetzt. Die Terminalzelle des festgewachsenen Fadens hat eine basiskope, rückwärts gerichtete Zweigzelle abgegliedert, während die unter ihr gelegene Zelle sich anschickt, auf der gegenüberliegenden Seite in gewohnter Weise eine akroskope Ausstülpung zu bilden.

Fig. 8. Ebenfalls Anziehung einer wachsenden Spitze durch einen benachbarten Thallusfaden. Die Spitze selbst hat anziehend auf den ihr zunächst gelegenen Theil des noch jugendlichen Fadens eingewirkt und die betreffende Zelle veranlasst, ihr entgegen eine Ausstülpung zu bilden.

Fig. 9. Ausstülpung eines bereits festgewachsenen Schlauches, der eine ansehnliche Attractionskrümmung aufweist, nach einer in seiner Nähe gebildeten Zweigausstülpung eines Nachbarfadens hin.

Fig. 10. Ausstülpung eines Schlauches nach einer benachbarten Thalluspartie, ein anderer Theil des Schlauches wächst gerade weiter (selten vorkommender Fall).

Fig. 11. Sofortiges Umwenden eines jungen Schlauches nach seinem Ursprungsfaden (f_1). Ob dabei die grosse Nähe des Nachbarfadens (f_2) wegen der Hinderung des Wachsthums mit betheiligt ist, bleibt dahingestellt.

Fig. 11a. Ebenfalls sofortiges Umwenden, doch ist hier noch eine kleine Lücke an der Auszweigungsstelle zu bemerken.

Fig. 12. Ein kurzer Schlauch hat sich festgesetzt. Seine Zweigausstülpung hat sich am basiskopen Ende parallel dem Mutterfaden und eng an diesen angeschmiegt gebildet. Es bleibt fraglich, ob die Querwand bei *s* vor oder nach der Ausstülpung gebildet worden ist.

Fig. 13. Ein längerer Schlauch mit terminaler Verwachsung hat zwei Querwände gebildet, am basiskopen Ende der beiden unteren Zellen ist je eine Ausstülpung entstanden. Es ist wahrscheinlich, dass die Basalzelle eher durch eine Querwand abgetrennt worden ist, als sie ihre Ausstülpung entwickelte, vielleicht sogar eher als sich der Faden an seiner Spitze festsetzte. Die Zweigausstülpung der untersten steht hinter derjenigen der oberen an Grösse bedeutend zurück, ist auch noch nicht von ihrer Mutterzelle abgegliedert.

Fig. 14. Die bereits durch eine zu ihrer Richtung longitudinale Wand abgegliederte Zweigzelle, die am basiskopen Ende der Terminalzelle entstanden ist, sowie die am akroskopen Ende der Subterminalzelle entspringende Ausstülpung, die im Begriff ist, sich ebenfalls longitudinal zu ihrer Wachsthumsrichtung durch eine Wand abzutrennen, beeinflussen sich durch gegenseitigen Druck in ihrer Richtung so, dass sie beide in der Diagonalen zwischen den von ihnen angestrebten Richtungen weiterwachsen.

Fig. 15. Eine Zelle hat sich an ihrer Spitze ausnahmsweise in mehrere rhizoidenähnliche Fortsätze gespalten, von denen einer nach Art vegetativer Zellen sich festgesetzt hat.

Fig. 16, 16a. Vegetative Fäden in vielspaltige Rhizoiden übergehend, entstanden unter ungünstigen Kulturbedingungen.

Fig. 17. Spitzen von Fäden in schlängelige, gewöhnliche Rhizoiden auslaufend.

Fig. 18. Kleine Duplicatur, darunter ein Theil des Hauptthallusnetzes.

Fig. 19. Ein Faden (von oben her) mit seiner Spitze die eines andern (von unten her) nur theilweise bedeckend; letzterer bildet Ausstülpungen nach vorn und hinten in den Raum (die Tafelfläche ist als Mittelfläche des Thallusnetzes gedacht).

Fig. 20. Beginn der Aussprossung auf der Oberfläche eines Fadens in den Raum hinein.

Fig. 21. Räumliche Verzweigung eines Fadens, der von einem typischen *M. umbilicatum*-Netz stammt. Das kleine Thallusstück, aus dem dieser einzelne Faden gezeichnet wurde, zeigt bei gegenwärtig (Ende Juni) üppiger Wachsthumsthätigkeit fast ausschliesslich derartig verzweigte Fäden, nur einige noch erhaltene, ältere Partien lassen die ursprüngliche Netzfläche noch erkennen.

Zur Anatomie und Physiologie einiger rankentragender Meeresalgen.

Von

M. Nordhausen.

Mit Tafel VIII.

Einleitung.

Unter den niederen Kryptogamen sind es besonders die Meeresalgen, welche sich durch weitgehende Gliederung des Thallus auszeichnen, sowie durch den Reichthum ihrer Formen geradezu überraschen. Leider ist uns diese grosse Gruppe von Pflanzen, namentlich in physiologischer Hinsicht, noch wenig bekannt, da sie sich bisher einer geregelten Kultur bis auf verhältnissmässig wenige Ausnahmen widersetzt haben. Wir sind daher auch bei physiologischen Fragen hauptsächlich auf die Vergleichung fertiger Entwickelungsstadien, wie sie uns von der Natur geboten werden, angewiesen. Innerhalb dieses Rahmens bewegen sich vornehmlich auch die Untersuchungen, welche den nachfolgenden Zeilen zu Grunde liegen, doch wurde, so weit die Schwierigkeit der Materie es eben gestattete, eine Beantwortung der Fragen durch das Experiment angestrebt.

Bei den vielfachen anatomischen und morphologischen Differenzirungen des Algenthallus, wie wir sie besonders in dem bekannten Werke von Agardh[1]) und in den Arbeiten von Wille[2]) eingehend und übersichtlich behandelt finden, kann es nicht Wunder nehmen, wenn wir Organe, die wir bisher nur den höher differenzirten Vertretern des Pflanzenreiches zuzuschreiben gewohnt waren, auch in dieser Pflanzengruppe wiederfinden. Unter diesen sind die als Ranken bezeichneten Organe zu nennen, welchen ich im Folgenden eine genauere

---

1) J. G. Agardh, Species, genera et ord. algarum. Bd. III, 2: Florideae Morphologia.

2) Namentlich N. Wille, Bidrag til Algernes Physiologiske Anatomi. Stockholm 1885. Kgl. Svensk. Acad.

Untersuchung gewidmet habe. In Anbetracht der so weit verschiedenen Gestaltung der Pflanzen selbst, sowie ihrer äusseren Lebensbedingungen, wird ein derartiger Vergleich nur mit gewissem Vorbehalt hinzunehmen sein, immerhin giebt uns dieser Begriff zunächst eine Vorstellung von der resp. einer Hauptfunction der genannten Organe.

Die Bezeichnung „Ranke" auf Zweige von Algen angewandt, ist wohl zuerst von Agardh etwas präciser gefasst worden. Schon lange vor ihm finden wir eine, bei einer grösseren Zahl von Algen wiederkehrende Eigenschaft angegeben, welche mit dem Beiwort „cirrhosa" Varietätscharakter erhielt. Das Verhalten der so bezeichneten Algenformen besteht meistens darin, dass alle oder nur gewisse Aeste sich mit denen anderer oder derselben Alge verschlingen resp. dieselben in unregelmässiger Weise umranken und so zur Unterstützung der Haftwurzel wesentlich beitragen.

Von diesen, die ich im Anschluss an Stroemfeldt[1]) bezüglich *Hypnea* (wo sie ebenfalls vorkommen) als „Wurzelranken" bezeichnen möchte, und auf welche ich später zurückkommen werde, sind nun jene Theile des Thallus zu unterscheiden, welche wir als Ranken im engeren Sinne aufzufassen haben. Agardh[2]) giebt an dem Beispiele einiger *Hypnea*-Arten ganz allgemein über das Verhalten der letzteren an, dass sie, mit einem anderen Algenthallus in Berührung gerathen, denselben mit einigen Windungen umschlingen, um, wenn auf diese Weise ein fester Stützpunkt gewonnen ist, zu einer neuen Pflanze auszusprossen. Derartige Windungen können sich dann noch vorfinden, wenn das Substrat schon abgestorben resp. völlig zerfallen ist. Bei anderen Arten wieder finden sich Aeste, die schon von vorn herein hakenförmig gekrümmt sind[3]); sie stellen die Organe dar, mit denen wir uns im Folgenden zu beschäftigen haben. Ausser *Hypnea* werden von Agardh als rankentragende Algen noch angeführt: *Mychodea hamata*, *Rhabdonia hamata*, *Rhabdonia charoides*, *Rhodophyllis Hypneoides*, *Campylephora Hypneoides* und *Cystoclonium purpurascens*.

Die letztgenannte Alge betreffend finden wir im Bezug auf das uns Interessirende in der bereits citirten Arbeit von Wille[4])

1) Stroemfeldt, Untersuchungen über die Haftorgane der Algen. Botan. Centralbl., Bd. 33, 1888, p. 395—400.

2) l. c., p. 13.

3) Vergl. p. 276.

4) l. c., p. 33.

eingehendere Angaben. Da ich auf diese noch häufiger zurückkommen werde, so möge hier nur das Wichtigste daraus mitgetheilt sein. An Pflanzen gewisser Standorte finden sich einzelne Aeste, die in einer kleinen Spirale resp. Haken endigen. Haben diese einen geeigneten Gegenstand erfasst, so bilden sie 4—5 Windungen, mittelst deren sie die Stütze fest umschlingen. Das Innere eines solchen spiraligen Hakens ist von einem excentrisch angeordneten Strange dickwandiger Zellelemente durchzogen. Auch hier haben wir die Eigenthümlichkeit, dass an der Spitze der Ranken eine Ansammlung von Aesten entsteht, aus welchen neue Individuen hervorgehen, sobald eine Stütze umschlungen ist. Treffend wird auf die Aehnlichkeit mit Ausläufern („Udlöbere") hingewiesen.

Nachdem wir so einen Ueberblick über die bisherigen Erfahrungen betreffs der in Frage stehenden Gebilde gewonnen haben, gehen wir zu unsern eigenen Untersuchungen über. Dieselben sind während eines Winteraufenthaltes (1898—99) in der zoologischen Station zu Neapel unternommen worden.

Für die Bereitwilligkeit, mit der mir das kgl. preussische Kultusministerium einen der von ihm unterhaltenen Arbeitstische überlassen hat, sage ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank. Ebenso bin ich dem Herrn Geheimen Regierungsrath Prof. Dr. A. Dohrn sowie den Beamten des Instituts, besonders dem Cav. Dott. S. Lobianco für die liebenswürdige Unterstützung, welche sie mir bei meinen Arbeiten zu Theil werden liessen, zu Dank verpflichtet.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf drei Species, *Hypnea musciformis*, *Spyridia aculeata* und *Nitophyllum uncinatum*, welche mir in lebendem Zustande zu Gebote standen und soweit ich bis jetzt übersehen kann, die einzigen im Mittelmeer vorkommenden, rankentragenden Algen sind. *Cystoclonium purpurascens* konnte zur Untersuchung nicht mit herangezogen werden, da es im Gebiete fehlt, doch genügten für den Vergleich mit den hier behandelten Algen die diesbezüglichen Angaben von Wille. Von den drei angeführten Arten ist *Spyridia* verhältnissmässig kurz behandelt, da sie nur seltener gefunden wurde, während die beiden übrigen mir an bestimmten Standorten in grossen Mengen zur Verfügung standen. Diese Punkte habe ich häufiger besucht, um mir einen Einblick in die äusseren Lebensbedingungen zu verschaffen.

Da die Verschiedenheit des Thallusaufbaues der einzelnen, zu besprechenden Beispiele einer zusammenfassenden Darstellung Schwierigkeiten bereitet, so schien es mir zweckmässiger, dieselben der Reihe nach getrennt zu besprechen.

I. *Hypnea musciformis* Lamour.

Hypnea musciformis[1]) ist im Mittelmeer der einzige Vertreter einer ausschliesslich in den wärmeren Meeren in grösserer Artenzahl vorkommenden Gattung. Zur kurzen Information möchte ich mit wenigen Worten auf den Bau dieser Alge eingehen. Der im Querschnitt runde Thallus ist ruthenförmig, unregelmässig verzweigt und von fleischig-knorpeliger Beschaffenheit. Ein ziemlich charakteristisches Merkmal bilden eine grosse Zahl kurzer Aestchen, welche den Thallus, sowohl den Stamm wie die Seitenäste, allseitig besetzen. Die Basis der Aeste ist meist ein wenig eingeschnürt.

Der innere Bau zeigt zwei Gewebeschichten, von denen die innere von grossen, länglich polyedrischen, nach aussen zu kleiner werdenden Zellen gebildet wird, während die äussere Assimilationsschicht aus meist einer Lage kleiner cylindrisch-rundlicher Zellen besteht. An den jüngeren Partien ist eine centrale, gegliederte Fadenachse erkennbar. Rankentragende und rankenlose Pflanzen finden sich häufig getrennt, so dass Agardh ebenso wie Kützing zwei gesonderte Arten, *H. musciformis* und *H. Rissoana*, unterschieden haben. Es stellte sich jedoch das Fehlerhafte dieser Trennung heraus, indem beide Arten als extreme, durch zahlreiche Zwischenglieder verbundene Formen einer einzigen Art, *H. musciformis*, erkannt wurden.

Die Alge kommt im Golf von Neapel am Niveau häufig vor[2]). Ich fand sie meist nicht unter 2—3 Fuss Tiefe. Für gewöhnlich vegetirt sie auf anderen grösseren Algen, z. B. *Cystosira spec.*, *Rhytiphloea pinastroides*, *Gracilaria spec.*, *Gelidium* etc., seltener direct auf Felsen, mit anderen Algen vergesellschaftet.

---

1) Vergl.: Hauck, Die Meeresalgen Deutschlands u. Oesterreichs, 1885, p. 188. — Ardissone, Phycologia mediterranea, 1883, p. 282.

2) Berthold, Ueber die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel, Bd. III, 1882, p. 513.

a) Der Bau der Ranken.

Der rankende Theil selbst besteht in einem Haken, welchen die Spitze eines Zweiges durch Einkrümmung in der Grösse von ca. $^1/_2$—$^3/_4$ Kreisbogen, von grösserem oder geringerem Radius gebildet hat. Die Vertheilung auf der Alge ist sehr variabel, hauptsächlich findet man sie an den Enden grösserer Zweige, die Stammspitzen selbst nicht ausgeschlossen, aber auch an kleineren Aestchen, die dann meist in stumpferem Winkel (bis zu 1 R.) von dem Aste höherer Ordnung abstehen. Für gewöhnlich nimmt die Dicke der Hauptäste von *Hypnea* nach der Spitze allmählich, doch nicht unbedeutend ab, bei hakentragenden noch mehr, als bei solchen ohne Haken. Bei ersteren findet nun kurz vor der Umbiegung eine ziemlich unvermittelte Dickenzunahme statt, die sich auf den ganzen hakig-gebogenen Theil der Spitze erstreckt und ca. das Doppelte und mehr des ursprünglichen Durchmessers erreichen kann[1]) (vergl. Fig. 1, Taf. VIII). Diese eigenartige Verdickung ist schon von Agardh beobachtet und als Speicherungsgewebe für die zum später erfolgenden Aussprossen nöthigen Reservestoffe gedeutet worden, ohne dass indessen ein hinreichender Anhaltspunkt sich für diese Auffassung finden lässt. Hierzu kommt meist die weitere Eigenthümlichkeit, dass die Hakenkrümmung sich nicht als directe Verlängerung nach Art eines tangirenden Kreises an den dazu gehörigen Ast ansetzt, sondern zuerst ein wenig nach der Seite welche der Hakenöffnung entgegengesetzt ist, ausladet, wodurch der Mittelpunkt des durch die Hakenkrümmung gebildeten Kreises resp. Kreisstückes fast in die Verlängerung der Zweigachse zu liegen kommt. Diese Bauart, welche sich bei *Hypnea episcopalis* und anderen noch prägnanter zeigt, dürfte eine später zu erwähnende zweckmässige Einrichtung darstellen. Schliesslich muss erwähnt werden, dass die Farbe des Hakens an Intensität hinter der des übrigen Thallus zurückbleibt und dieser durchsichtiger erscheint.

Die bisher angegebenen Eigenschaften beziehen sich ausschliesslich auf den Haken selbst. Aber auch der dazu gehörige Zweig zeigt Unterschiede von den hakenlosen Aesten und zwar in der Art seiner Verzweigung, Unterschiede, welche mit der Function des ganzen Organes in Beziehung zu setzen sind. Zum besseren Ver-

1) In einem vereinzelten Falle lief eine solche Verdickung ein ziemliches Stück am Ast herunter. Betreffs gewisser Ausnahmen ist ausserdem p. 257 zu vergleichen.

ständniss möchte ich jedoch vorher die Function des letzteren etwas näher ins Auge fassen.

Schon Agardh[1]) giebt an, dass die Ranken, sobald sie einen fremden Gegenstand erfasst haben, aussprossen; sie dienen also einmal der Ausbreitung, andererseits der Befestigung der Alge. Durch die in den geringen Tiefen ihres Standortes fast stets herrschende Wasserbewegung werden die Thalli der *Hypnea* hin- und herbewegt und mit anderen in der Nähe wachsenden Algen in Berührung gebracht. Hierbei geschieht es leicht, dass ein Haken einen Algenast ergreift und festhält. Hierdurch wird die Möglichkeit einer andauernden Berührung gegeben, die zur Einleitung der weiteren schon angedeuteten Wachsthumsprocesse nothwendig ist. Von der erstgenannten Function kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein zwischen andern Algen vegetirendes *Hypnea*-Exemplar zu isoliren versucht, was nur mit einiger Mühe gelingt. Da nun die hakentragenden Zweige ebenfalls mit Aesten höherer Ordnung besetzt sind, die meist in spitzem Winkel sich abzweigen, so würden diese Aeste, falls sie in der Nähe des Hakens vorkämen, diesen sehr leicht ausser Function setzen können. Thatsächlich sehen wir nun auf der Seite, nach welcher der Haken vorspringt, nach der Spitze die Länge der Aeste abnehmen, schliesslich in grösserer Nähe des Hakens ganz verschwinden. Auf der Rückseite hingegen lassen sich dieselben häufig bis selbst auf den Rücken des Hakens hinauf, hier allerdings nur in ganz geringer Grösse, verfolgen (vergl. Fig. 1, Taf. VIII). An kurzen Hakenästen oder solchen von schwach verzweigten Formen fehlen die Verzweigungen fast ganz. Im anderen Falle dagegen kann der Ast bisweilen ein eigenartiges, einseitig gefiedertes resp. kammartiges Aussehen erlangen, wobei bemerkt sei, dass diese Fiederäste nicht in einer Ebene liegen, sondern auf der ganzen, hinteren Halbfläche radial entspringen.

Was die innere Structur des Hakens anbetrifft, so zeigt dieselbe verschiedene Abweichungen von dem gewöhnlichen Thallusaufbau, die es nöthig erscheinen lassen, hierauf näher einzugehen. Fertigt man einen Längsschnitt durch die mittlere Partie des Hakens an, so fällt zunächst die erwähnte, an jüngeren Theilen stets erkennbare Fadenachse auf (vergl. Fig. 2, Taf. VIII). Dieselbe liegt jedoch nicht central, sondern nähert sich ziemlich er-

1) l. c., p. 13.

heblich der concaven Seite des Hakens. Die übrigen Gewebselemente zeigen unter sich ebenfalls Unterschiede, die in einer gewissen Beziehung zur Lage der Fadenachse stehen. Die nach der Convexseite gelegene Partie wird nämlich von einem Gewebe gebildet, das sich durch die Grösse seiner Zellen von denen der anderen Seite auszeichnet; im Durchschnitt sind dieselben ca. doppelt so gross, sowohl in der Längs- wie auch in der Querrichtung. Auf dem eine kreisförmige Scheibe darstellenden Querschnitt treten diese Erscheinungen ebenfalls zu Tage, wobei sich ein allmählicher Uebergang der Zellgrössen der convexen und concaven Seiten bemerkbar macht, demnach die Zellen der Flankenseiten eine mittlere Stellung einnehmen. Ausserdem finden wir in der Nähe der Fadenachse einige Zellen mit stärkeren Wandungen, welche an die von Wille an *Cystoclonium* beobachteten und als mechanische Elemente gedeuteten Bildungen erinnern; wie überhaupt die Haken beider Pflanzen in Bezug auf die Lage der Fadenachse und ungleiche Grösse der Zellen auf den verschiedenen Seiten Uebereinstimmung zeigen.

Was die Verdickung des Hakens anbetrifft, so hatte ich bereits die Deutung Agardh's in Bezug auf Stoffspeicherung erwähnt. Eine weit plausiblere Erklärung scheint mir jedoch möglich, wenn wir die mechanische Inanspruchnahme des Haken berücksichtigen. Der Gewebekörper des *Hypnea*-Thallus ist wenig biegungsfähig und ausserordentlich spröde, so dass er bei gewaltsamer Krümmung sehr leicht zerbricht. In dieser Hinsicht ist nun der Haken bei seiner Function in Folge der Wasserbewegung in hohem Maasse beansprucht, würde also wahrscheinlich ohne mechanische Verstärkung leicht zerstört werden. Unter den obwaltenden Bauverhältnissen dagegen tritt, wie man sich leicht exprimentell überzeugen kann, bei einem stattfindenden Zuge am Aste, eher ein Zerreissen des letzteren als ein Zerbrechen des Hakens ein. Ein Geradebiegen des Hakens ist bei der schon erwähnten Sprödigkeit unmöglich, im Gegensatz zu *Cystoclonium*, bei welch' letzterem Wille selbst bei Spiralen von fünf Windungen mit einigem Kraftaufwand ein Geradestrecken erzielen konnte. Diese Eigenschaft ist offenbar dem Vorhandensein der bekannten längsgestreckten, hyphenartigen Zellen zuzuschreiben, welche bei *Hypnea* gänzlich fehlen. Die bereits besprochene eigenartige Rückkrümmung des Hakens (*H. episcopalis* etc.) könnte insofern eine mechanische Bedeutung haben, als hierbei der Zug fast direct in der Verlängerung der Längsachse angreifen würde, also

eine seitliche Durchbiegung, wie sie sonst an dem weniger widerstandsfähigen Aste auftreten würde, so gut wie beseitigt wird.

Ich hatte früher erwähnt, dass die auf der convexen Seite vorhandene Vergrösserung der Zellen sowohl in der Quer-, als auch in der Längsrichtung sich bemerkbar macht. Da nun an der Spitze die Anordnung um die Fadenachse eine gewisse Symmetrie erkennen lässt, so muss unter den obwaltenden Umständen sowohl eine Dickenzunahme in der Querrichtung, als auch eine Krümmung der Spitze zu Stande kommen, ohne dass besondere Zelltheilungen hierzu nöthig sind. Eine Ausnahme hiervon bilden nur die assimilirenden Zellen, welche überall dieselbe Grösse besitzen, demnach stellenweise entsprechend vermehrte Zelltheilungen erfahren haben müssen. Bekanntlich findet bei den Florideen nur an der Spitze und den anstossenden peripherischen Theilen Zelltheilung statt, während das übrige Wachsthum auf nachträglicher Streckung schon vorhandener Zellelemente beruht. Die obengenannten Grössenverhältnisse sind also als Producte eines verschieden starken Streckungsvorganges auf der Ober- und Unterseite anzusehen. Bemerkenswerth ist, dass ein Vergleich mit den Grössenverhältnissen der Zellen des den Haken selbst tragenden Astes zeigt, dass die Zellen der Hakeninnenseite kleiner sind, als die des letzteren, namentlich in der Längsrichtung, weniger in der Querrichtung, der Streckungsgrad also hier nicht einmal die gewöhnliche Grösse erlangt hat. Diese ganze Anordnung erinnert theilweise an gewisse Wachsthumsvorgänge bei geo- resp. heliotropischen Krümmungen der höheren Pflanzen. In Bezug auf die Turgordifferenzen der Ober- und Unterseite scheinen ähnliche Verhältnisse zu herrschen.

b) Die Function der Ranken.

Nachdem wir im Vorstehenden den Bau der Ranken betrachtet haben, wollen wir uns jetzt der Function derselben zuwenden. Wie schon angedeutet, haben die Haken den Zweck eine andauernde Berührung mit einem fremden Gegenstande zu ermöglichen. Das Rankenorgan ist also erst mit Fertigstellung des Hakens functionsfähig[1]). Dass die Art des zu ergreifenden Gegenstandes durch die Natur des Hakens bestimmt wird, ist selbstverständlich; es können dies nur Algen von kleinerem, rundlichem Querschnitt sein. Als beson-

1) Der Haken spielt hier theilweise eine andere Rolle als diejenigen gewisser Ranken höherer Pflanzen.

ders günstig kommt noch der Umstand in Betracht, dass die Hakenkrümmung häufig mehr als 180° beträgt, indem hierdurch der einmal ergriffene Gegenstand nicht so leicht wieder freigegeben wird. Mit diesem Zeitpunkt setzt nun die Reaction des Organes in bestimmter Weise ein.

Die zunächst nur lose anliegende Spitze beginnt sich einzukrümmen und die Oeffnung des Hakens zu verkleinern. Dies geht soweit, dass die innere Seite des Hakens an den umschlungenen Gegenstand fest angepresst wird. Zumal wenn letzterer nur einen geringen Durchmesser besitzt, wird sich die Zahl der Windungen, die vorher nur $\frac{1}{2}$—$\frac{3}{4}$ Kreisbogen betrug, in entsprechendem Maasse vermehren. Ausserdem aber nimmt die Spitze, die nach Bildung des Hakens ihr Wachsthum eingestellt hatte, letzteres wieder auf, stets dicht am Substrat anliegend. Hierdurch wird eine Erhöhung der Windungszahl bis auf 2, 3, seltener mehr Umgänge erzielt. Dieser weitere Zuwachs tritt recht deutlich hervor, wenn man einen Haken in diesem Stadium durch Zerstören des Substrates isolirt und mit einem freien Haken vergleicht. Der Neuzuwachs zeigt dieselben Grössenverhältnisse, wie der übrige Theil des Hakens.

Bei der Umrankung stellt sich die Ebene des Hakens stets senkrecht zum Substrat, auch wenn sie vorher einen spitzen Winkel zu diesem bildete, was an der Stellung des dazu gehörigen Tragzweiges später noch kenntlich ist. Der Grund ist leicht einzusehen: Durch die Verengerung der Oeffnung wird der Haken so lange auf dem meist schlüpfrigen Substrat gleiten, bis der kleinste Querschnitt, d. h. bei cylindrischen Organen die senkrecht zur Achse verlaufende Schnittebene erreicht ist. Unter diesen Umständen wird nun die Spitze nach Vollendung eines vollen Umlaufes stets wieder auf den eigenen Thallus stossen. Nicht selten stellt sie dann ihr Wachsthum ein[1]). Meistens aber findet eine seitliche Ablenkung statt. Es resultirt hieraus eine räumliche Spirale deren Windungen dicht beieinander liegen (vergl. Fig. 5, Taf. VIII). Mit dem Umspannen eines fremden Gegenstandes in der eben beschriebenen Weise begnügt sich jedoch die Pflanze noch nicht. Zur noch grösseren Festigung setzt ein weiterer Wachsthumsvorgang ein, nämlich die Bildung von Rhizinen.

Schon an freien Haken kann man gelegentlich auf der con-

1) Vergl. p. 245.

caven Seite wenige, kleine, warzenartige Erhöhungen beobachten, die durch ein rhizinenartiges Auswachsen mehrerer anstossender Oberflächenzellen hervorgerufen werden. Sie haben aber in diesem Falle ihr Wachsthum frühzeitig wieder eingestellt (vergl. Fig. 2, Taf. VIII). Hat dagegen der Haken einen Gegenstand umschlungen, so wachsen dieselben oder andere Zellcomplexe der inneren Oberfläche zu Rhizinen aus. Sie sind untereinander verwachsen und bilden einen festen Gewebekörper. Stossen sie auf das feste Substrat, so biegen sich ihre Spitzen um und wachsen noch ein wenig an diesem entlang. Die einzelnen Fäden sind meist septirt, mit Ausnahme hauptsächlich der kürzeren Rhizinen, ziemlich dickwandig und häufig untereinander unregelmässig verschlungen.

Das Wachsthum der Rhizinen vollzieht sich offenbar unter starkem Druck (in Folge der festen Hakenwindungen) und diesem einerseits, andererseits aber dem Umstande, dass für die senkrecht zur Peripherie der Hakenöffnung aussprossenden Rhizinen der Raum nach dem Centrum, entsprechend einem Kreissector, immer schmaler wird, ohne dass eine entsprechende Verringerung im Querschnitt des Rhizinenbündels eintritt, ist es zuzuschreiben, dass die in der Nähe des Randes befindlichen Rhizinen nicht mehr senkrecht, sondern in spitzem Winkel, ja theilweise als Tangenten auf das Substrat stossen. Ist zu weiterem Wachsthum noch Platz vorhanden, so wachsen bisweilen die Randrhizinen noch ein ziemliches Stück am Substrat entlang, nehmen aber eine ganz andere Struktur an. Sie werden dünnwandiger, theilen sich in kleine Zellen und zeigen typische Florideenrothfärbung[1]). Sie bilden so einen kleinen Thallus für sich, der lebhaft an gewisse Krustenalgen erinnert und seiner Function nach als Haftscheibe anzusehen ist[2]) (vergl. Fig. 3, Taf. VIII). Bisweilen können sogar die Oberflächenzellen der Spitze selbst zu Rhizinen auswachsen, in welchem Falle für sie ein weiteres Längenwachsthum ausgeschlossen ist (vergl. Fig. 4b, Taf. VIII). In Folge der herrschenden Druckverhältnisse und des intensiven Wachsthums der

1) Im Gegensatz zu den sonst fast farblosen Rhizinen.

2) Es ist möglich, dass diese Erscheinung mit einer von Berthold (Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIII, p. 673, 1882) gemachten Beobachtung in Beziehung zu bringen ist, wonach bei schwacher Beleuchtung, wie sie offenbar auch in den schmalen Spalten zwischen Substrat und Haken in unserem Beispiel herrscht, eine enorme Entwickelung der Haftscheibe bei manchen Algen, wie *Dudresnaya purpurifera* u. a., eintreten kann.

Rhizinen werden alle Unebenheiten des Substrats und selbst grössere Lücken dicht ausgefüllt. Um ein Beispiel anzuführen werden die Fasergrübchen der Cystosiren vollkommen vollgepfropft. Ein durch eine solche Stelle geführter Querschnitt liefert Bilder, welche etwas an *Cuscuta*-Haustorien erinnern und die Vermuthung eines bestehenden Parasitismus nahelegen, ohne dass sich hierfür jedoch weitere Anhaltspunkte finden liessen. Selbst Deformationen des Substrates sind bei wenig widerstandsfähigen, weichen oder absterbenden Pflanzentheilen, wie ich es an *Gracilaria* und andern Algen beobachtete, nicht selten.

Als Reiz für die Rhizinenbildung auf der Innenseite des Hakens kommt wohl ausschliesslich Contact in Frage. Man kann dies an den Fällen leicht beobachten, wo entweder der Querschnitt des umrankten Organes oder die innere Hakenöffnung eine etwas längliche Gestalt besass. Alsdann finden sich die Rhizinen entsprechend den intensivsten Druckstellen an zwei sich gegenüberliegenden Stellen.

Die Einrollung der Haken, d. h. das eigentliche Umranken, welches nach Ergreifen eines fremden Gegenstandes eintritt, müssen wir als Reaction eines von letzterem ausgehenden Contactreizes ansehen. Die concave Seite des Hakens stellt gleichzeitig die reizpercipirende Region dar. Die Frage liegt nun nahe, ob die letztere ausschliesslich auf jenen engumgrenzten Theil beschränkt ist, oder ob eine intensivere Berührung an dem Rankenaste, vielleicht auch nur in geringer Entfernung vom Haken irgend eine Reaction zur Folge hat. Die übrigens negativ ausfallende Antwort auf diese Frage gab mir folgende Beobachtung.

Nicht selten kommt es vor, dass ein Haken entweder einen Ast oder selbst einen Haken derselben Pflanze ergriffen hat. Sein Verhalten ist dann dasselbe, wie wir es bisher beobachtet haben, im letzteren Falle nur schlingen sich beide Haken umeinander und bilden ein dichtes Knäuel. In dem von mir zu erwähnenden Beispiel hatte nun ein Haken zu gleicher Zeit zwei Rankenäste derselben Pflanze in geringer Entfernung vom Haken umschlungen. Eine Reaction der letzteren war nicht eingetreten (vergl. Fig. 4a, Taf. VIII).

Ein durch den umschlingenden Haken geführter Längsschnitt zeigte ein Bild, welches noch in anderer Hinsicht bemerkenswerth war und als Beispiel für eine Reihe ähnlicher Fälle gelten

mag. Vergl. Fig. 4 b, Taf. VIII. Hat ein *Hypnea*-Haken irgend einen Zweig derselben Species ergriffen, so stellt sich heraus, dass der durch die Windungen des Hakens auf den umschlungenen Ast ausgeübte Druck hinreicht, um auch zu gleicher Zeit an letzterem Rhizinenbildung zu veranlassen[1]). In unserem Bilde sind drei solcher Contactstellen vorhanden, wovon die eine allerdings ohne Rhizinen geblieben ist, vielleicht durch die Vertheilung des Druckes auf eine zu grosse Fläche. Aber auch an der Contactstelle der beiden umschlungenen Aeste ist in Folge des daselbst herrschenden Druckes auf beiden Seiten Rhizinenbildung eingetreten. Dies stellt insofern nichts Neues dar, als einer ganzen Reihe von Algen die Fähigkeit, an irgend einer beliebigen Stelle in Folge von Contactreiz Rhizinen zu bilden, zukommt, obwohl es sicher ist, dass die Innenseite des *Hypnea*-Hakens in dieser Beziehung empfindlicher ist als die übrige Thallusoberfläche. Man kann häufiger auch nur von Seiten des Hakens Rhizinenbildung bei Berührung mit Zweigen derselben Species beobachten. Das Zusammentreffen der Rhizinenbündel unter sich bietet indessen ein eigenartiges Bild. Im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Falle, wo das ganze Haftfaserbündel an der Contactstelle eine scharfe Grenze erkennen lässt, findet hier eine Verwachsung statt, indem die Rhizinen sich hyphenartig zwischen einander schieben, so dass eine Grenzlinie nur noch an einzelnen Stellen andeutungsweise vorhanden ist. Verwachsungen ähnlicher Art, auch an nicht rankentragenden Algen, habe ich mehrfach beobachten können.

Im Anschluss an die bisher besprochenen Wachsthumsvorgänge findet endlich das Aussprossen des Hakens statt. Es war schon angedeutet worden, dass Aestchen sich bis auf die Rückseite des Hakens verfolgen lassen, dort aber die Dimensionen kleiner Anlagen nicht überschreiten. Diese direct auf dem Haken befindlichen Aeste resp. Astanlagen sind es nun, welche von Neuem aussprossen; seltener dürften neue Anlagen gebildet werden. Die Spitze des Hakens selbst betheiligt sich nicht hieran[2]). Entsprechend der Gestalt der Hakenspirale findet das Auswachsen nach allen Richtungen des Raumes statt, ganz unabhängig von dem Verzweigungssystem der Mutterpflanze. Wir haben es mit

1) Kleinere epiphytische Algen veranlassen keine Rhizinenbildung an *Hypnea*.

2) Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass Rhizinenbildung an einem anderen Thallustheile für gewöhnlich keineswegs mit einem Aussprossen in der Nähe befindlicher Zweige resp. Zweiganlagen verknüpft ist.

völlig selbstständigen, neuen Individuen zu thun. Tragen diese ebenfalls Hakenranken, so kann sich derselbe Vorgang des Auswachsens mehrmals wiederholen. Die auf diese Weise ermöglichte Ausbreitung kann soweit gehen, dass grössere Algen, z. B. *Cystosira*, auf der unter anderen *Hypnea* vegetirt, vollkommen eingesponnen werden, schliesslich sogar verkümmern. Allerdings können hierbei auch die später noch zu besprechenden „Wurzelranken“ der *Hypnea* betheiligt sein.

Neben den besprochenen typischen Wachsthumserscheinungen der Hakenranken sind bisweilen Abweichungen zu beobachten, die ich kurz besprechen möchte.

Sobald der Haken fertig ausgebildet ist, stellt die Spitze desselben zunächst ihr Wachsthum ein, um es der Regel nach erst nach Ergreifen eines Stützpunktes zur Ausführung der Windungen wieder aufzunehmen. Gelegentlich kann man nun beobachten, dass ein Auswachsen einer solchen Hakenspitze eintritt, ohne dass der Haken zur Ausübung seiner Function gelangt ist. Die Spitze wird dünn und nimmt wieder die Thätigkeit eines gewöhnlichen, hakenfreien Vegetationspunktes auf. Der entstehende Stamm, welcher sich wiederum verzweigen kann, wächst zunächst in der directen Verlängerung der Hakenspitze fort. Der ursprüngliche Haken ist noch später erkennbar, wenngleich seine ursprüngliche Gestalt sich meistens verändert hat. Namentlich erweitert sich die Oeffnung, auch wird die auffallende Dicke durch nachträgliches Wachsthum der nächst gelegenen Astpartien ausgeglichen. In einigen Fällen scheint dies „anormale“ Auswachsen schon in jungen Entwickelungsstadien des Hakens eingetreten zu sein. Welche Ursache dieser eigenartigen Erscheinung zu Grunde liegt, entzieht sich zunächst unserer Einsicht, doch dürften später anzuführende Experimente vielleicht einiges Licht hierauf werfen[1]). Vergl. p. 255.

Gelegentlich kann man auch Haken antreffen, welche, ohne einen Stützpunkt gefunden zu haben, eine spiralige Aufrollung zeigen. Da Rhizinenbildung an ihnen häufig nicht zu constatiren ist, so ist nicht immer wahrscheinlich, dass eine etwa vorhanden gewesene Stütze frühzeitig abgestorben und herausgefallen wäre. Vielmehr liegt die Vermuthung nahe, dass der Haken wohl einen Gegenstand ergriffen, diesen aber wieder verloren hat, bevor eine

---

1) Die soeben beschriebenen anormalen Fälle fanden sich fast ausschliesslich an solchen Pflanzen, welche nur ganz wenige Ranken trugen.

volle Windung ausgeführt worden war. Wir könnten dann den Schluss ziehen, dass selbst ein nur vorübergehend wirkender Berührungsreiz zur Bildung von Windungen hinreicht.

Endlich sind noch einige Erscheinungen an verletzten Ranken erwähnenswerth. Trotz der mechanischen Verstärkungen des Hakens geschieht es nicht zu selten, dass er namentlich an seiner Spitze verletzt wird, indem letztere abbricht. Auf eine derartige Verwundung reagirt die Pflanze in verschiedener Weise. Ein relativ häufig vorkommender Fall ist der, dass sowohl ein Theil der auf der Rückseite des Hakens selbst befindlichen jungen Zweiganlagen aussprosst, als auch die in der Nähe des Hakens befindlichen Aestchen besonders intensiv zu wachsen beginnen. Dies Verhalten erinnert etwas an das früher beschriebene Auswachsen bei Gegenwart eines Stützpunktes. Gleichzeitig kann unmittelbar an der verletzten Spitze eine Anzahl neuer Vegetationspunkte entstehen, die sich kranzförmig um die Wundstelle gruppiren[1]) (vergl. Fig. 8, Taf. VIII). Ein anderer Reactionsmodus ist der, dass nur einer von den der Spitze zunächst gelegenen Sprossen zu einem kurzen, mit einem meist kleinen Haken gekrönten Zweige heranwächst, der dem alten Haken aufsitzt und meist senkrecht von ihm absteht. Diese Wachsthumserscheinung können wir dahin deuten, dass der unbrauchbar gewordene Haken durch einen neuen ersetzt worden ist. Es scheint sogar, dass, soweit die Stellung des dazu gehörigen Zweiges es ermöglicht, die Oeffnung des neuen Hakens nach derselben Seite wie die des alten hinweist. Daneben finden sich schliesslich auch Wuchsformen, welche Uebergänge zwischen den beiden beschriebenen Fällen darstellen.

An dieser Stelle mag noch Erwähnung finden, dass ich Vorrichtungen zur leichteren Perception von Contactreizen, wie sie für die Ranken höherer Pflanzen bekannt sind, nicht habe finden können. Ebenso gelang es mir nicht, Nutationen der Rankenzweige zu beobachten. Ein spiraliges Aufrollen des Rankenastes findet ebensowenig statt.

c) Experimenteller Theil.

In dem folgenden Abschnitt wollen wir uns hauptsächlich mit einem Problem beschäftigen, welches uns schon früher begegnet ist und die Beziehungen zwischen den früher als *Hypnea musci-*

---

1) Es scheinen nur die Zellen der äusseren Gewebe regenerationsfähig zu sein.

formis und *Rissoana* unterschiedenen Formen betrifft. Von der einfacheren, rankenlosen Form ausgehend, würde die Frage dahin zu formuliren sein: Unter welchen Bedingungen tritt an einer rankenfreien Alge Rankenbildung ein. Da Vererbungserscheinungen sowie Entwickelungszustände keine Bedeutung haben dürften, so werden wir unser Augenmerk hauptsächlich auf Factoren zu lenken haben, welche mit dem jeweiligen Standorte Wechseln unterworfen sind.

Einen Wegweiser gab mir in dieser Richtung eine Beobachtung, welche ich an dem reichlichen, von mir gesammelten Material machen konnte. Ich sah nämlich, dass mit verschwindenden Ausnahmen die mit Haken versehenen Pflanzen eine dunklere bis schwarzrothbraune Färbung zeigten, die hakenfreien dagegen sich durch helle, gelbliche Farbentöne auszeichneten. Bekanntlich ist der Einfluss des Lichtes auf die Ausbildung des rothen Farbstoffes von grosser Bedeutung. Zu starke Bestrahlung kann denselben fast zum Verschwinden bringen. Unter diesen Umständen wachsende Florideen nehmen dann eine helle, fast gelbe Thallusfärbung an, während schwache Beleuchtung eine dunkle, meist prachtvoll rothe Farbe bedingt. Die beobachteten Verschiedenheiten in der Färbung wiesen demnach auf einen Einfluss des Lichtes hin.

Durch folgenden Thatbestand wurde ich in dieser Annahme noch bestärkt. Ende Januar 1899 waren nach vorhergegangenem, heftigem Seegang an allen Standorten, wo ich die Algen zu sammeln pflegte, die meisten derselben, namentlich die grösseren Exemplare, von ihrem Substrat fortgerissen worden. Sehr bald jedoch zeigten sich wiederum neue Pflänzchen, die grösstentheils aus stehen gebliebenen älteren Thallustheilen hervorsprossten. Da dieselben, theilweise wohl durch die Jahreszeit begünstigt, die, nebenbei bemerkt, bei einer ganzen Reihe von Algen ein energisches Wachsthum hervorrief, ziemlich schnell heranwuchsen, liess ich es mir angelegen sein, dieselben in kürzeren Abständen an ihrem Standorte in ihrer Entwickelung zu verfolgen.

Hypnea kam hier hauptsächlich auf ausgedehnten Rasen von *Rhytiphloea pinastroides*, daneben auch auf *Sargassum* und *Cystosira*, vor, Pflanzen, die zu gleicher Zeit mit *Corallina rubens* und *virgata* derart besetzt waren, dass nur die jüngsten Thallustheile sichtbar waren. Innerhalb dieses Gewirrs von *Corallina*- und *Rhytiphloea*-Zweigen wuchsen nun die jungen *Hypnea*-Pflänzchen, sich theilweise mit Hilfe von Wurzelranken anheftend und ausbreitend. Offenbar

waren die Beleuchtungsverhältnisse an diesem Standorte sehr verschiedenartig, je nachdem die *Corallina*- und *Rhytiphloea*-Pflanzen einen Theil der Lichtzufuhr abschnitten oder nicht. Im ersteren Falle trat dies an der dunkleren Thallusfärbung deutlich hervor. Waren dagegen einzelne Aeste aus dem Gewirr herausgewachsen und in den vollen Genuss des Lichtes getreten, so nahmen sie sofort die helle Färbung an. Derartige Farbenunterschiede waren an den Zweigen derselben Pflanze zu beobachten. Was uns nun besonders interessirt, ist der Umstand, dass, während die hell gefärbten, stark beleuchteten Aeste, abgesehen von verschwindenden Ausnahmen, keine Haken trugen, die dunkleren deren eine grosse Zahl aufwiesen. Es geht hieraus ziemlich eindeutig hervor, dass der Beleuchtungsgrad bei der Bildung der Haken eine gewisse Rolle spielt. Nach dieser Orientirung schritt ich zur experimentellen Behandlung dieser Frage.

Obwohl ich mit den eingangs erwähnten Schwierigkeiten der Algenkultivirung zu kämpfen hatte, glaube ich die gewonnenen, positiven Resultate namentlich zwei Umständen zuschreiben zu müssen. Einmal habe ich zu denselben jüngere, noch mitten im üppigsten Wachsthum stehende Exemplare benutzt. Dann aber machte sich auch der wachsthumfördernde Einfluss der Jahreszeit bemerkbar. Gegen das Ende des Monat Januar begann sich bei *Hypnea* (auch andern Algen) nicht nur im Freien, wie schon erwähnt wurde, sondern auch in den Zimmerkulturen regere Wachsthumsthätigkeit einzustellen; während in den vorhergehenden Wintermonaten es unter den günstigsten Umständen nur gelang, dieselben Algen eine, höchstens zwei Wochen gerade noch lebend zu erhalten.

Zu den Versuchen, deren Grundgedanke darin bestand, hakenfreie, von hellem Standorte herrührende Pflanzen unter schwächeren Beleuchtungsverhältnissen wachsen zu lassen, wurden grosse Krystallisirschalen oder viereckige Glasbassins, wie sie in der zoologischen Station benutzt werden, angewandt. Jede Aenderung der Lage durch Wasserbewegung oder Umsetzen wurde thunlichst vermieden. In den grösseren Bassins wurde für continuirliche Erneuerung des Wassers gesorgt, in den kleineren Gefässen aus Zweckmässigkeitsgründen dasselbe stets innerhalb ca. vier Tagen gewechselt, was durch tropfenweisen Zufluss und entsprechenden Abfluss erreicht wurde. In den meisten Fällen wurde von oben in die Gefässe einfallende, möglichst allseitige Beleuchtung angewandt. Dieselbe wurde erzielt, indem die Glasschale in eine runde, oben offene, nicht zu hohe

Pappschachtel gestellt wurde, deren Wände mit spiegelnder Zinnfolie belegt waren. Ausserdem wurde durch entsprechende Aufstellung eines Spiegels der Einfluss des einseitigen Fensterlichtes möglichst eliminirt.

Da es mir in einem Falle wünschenswerth erschien, einen genaueren Ausschluss einseitiger Lichtwirkung zu erhalten, benutzte ich einen Klinostaten. Dieser, aus einer dünnen Hartgummiachse bestehend, welche mittelst einer Fadenübertragung durch ein Uhrwerk getrieben wurde, war in einem grossen, viereckigen Glasbassin so aufgestellt, dass die horizontale Achse senkrecht zum Lichteinfall vom Fenster her, in einiger Entfernung von diesem, stand. Auf dieser Achse wurde die *Hypnea*-Pflanze, welche von nicht zu dichtem Wuchs war, mit ihrem Substrat befestigt. Der Thallus breitete sich von dem Befestigungspunkte strahlig aus. Die Drehung der Achse, welche in ca. 15 Minuten einen Umlauf ausmachte, schloss eine einseitige Wirkung des senkrecht zur Achse einfallenden Lichtes aus; die von ungefähr gleicher Intensität, parallel zu derselben durch die Glasscheiben des Bassins einfallenden Strahlen dagegen hoben sich bei gleicher Stärke in ihrer Wirkung gegenseitig auf. Da eine Beschattung der Aeste unter sich nicht zu vermeiden war, so durfte nur mit den am weitesten hervorragenden, möglichst senkrecht zur Drehungsachse stehenden Aesten resp. Astspitzen gerechnet werden.

Was die Beleuchtungsmenge anbetrifft, so wurde sie von vornherein so gering gewählt, dass ein erheblicher Unterschied gegenüber der des früheren Standortes bestand. Es wurde dies durch Aufstellen der Gefässe in grösserer oder geringerer Entfernung vom Fenster, bei den Klinostatenversuchen ausserdem durch einen vorgestellten Leinewandschirm erreicht. Einzelne Pflanzen wurden auch entsprechend den natürlichen Verhältnissen in flachen Bassins mit anderen Algen, z. B. *Gelidium* etc., bedeckt gehalten. Vollkommener Lichtabschluss wurde vermieden.

Die zu den Versuchen verwandten Pflanzen waren entweder ganz frisch dem Meere entnommen oder vorher in hell gestellten Bassins im Zimmer gehalten worden.

Die Resultate dieser Versuche entsprachen ganz den gehegten Erwartungen. Ich will kurz ihren Verlauf schildern.

Als erste Reaction auf die Verdunkelung trat nach wenigen Tagen ein Dunkelwerden des ursprünglich hellen Thallus ein, welches nach ca. 1—2 Wochen sein Maximum erreichte. Fast zu gleicher Zeit begannen auch die Spitzen zahlreicher Aeste und Aestchen sich allmählich einzukrümmen. Die Einkrümmung schritt stetig,

aber verhältnissmässig langsam fort. Erst nach ca. 8—14 Tagen erlangte die Hakenkrümmung ihre definitive Grösse von ca. 180° bis 270°. Da auch eine Anzahl kleinerer Aeste sich hieran betheiligte, so waren die Pflanzen schliesslich fast mit Haken übersät (vergl. Fig. 6, Taf. VIII). Je nach der Grösse des dazu gehörigen Zweiges hatten die Hakenöffnungen einen verschiedenen Durchmesser; der der Hauptäste war am grössten. Die charakteristischen Verdickungen traten verhältnissmässig unregelmässig auf. Die der kleineren Aeste zeigten sie kaum merklich, die der grösseren liessen sie meist deutlich erkennen. In dem Versuche, wo *Hypnea*-Pflanzen unter anderen Algen kultivirt wurden, traten sie am prägnantesten hervor, so dass sie sich von den im Freien gewachsenen nicht unterscheiden liessen bis auf eine durchschnittlich geringere Grösse des ganzen Hakens, hier sowohl wie bei sämmtlichen anderen Zimmerkulturen.

War schon aus dem Umstande, dass dieselben Pflanzen, welche zuvor im Zimmer bei starker Beleuchtung gehalten wurden, ohne Haken blieben, bei schwächerer Beleuchtung aber diese entstehen liessen, zu entnehmen, dass wir es allein mit einer Wirkung des Lichtes zu thun hatten, so zeigte dies ein weiterer Versuch, in dem eine partielle Verdunkelung an einer einzelnen Pflanze vorgenommen wurde. Die hell gebliebenen Aeste waren hakenfrei, die dunkel gewordenen wiesen eine ganze Anzahl derselben auf. Der Unterschied in der Färbung konnte als Maassstab für den Beleuchtungsgrad gelten.

Bei schwacher Verdunkelung wurde nur eine geringe Zahl von Haken gebildet.

Die Dauer der beschriebenen Versuche war für gewöhnlich auf 3—4 Wochen beschränkt. Nach diesem Zeitpunkt begannen sich Unregelmässigkeiten im Wachsthum einzustellen, die auf die Kulturbedingungen zurückzuführen waren. Letztere werden selten die natürlichen Verhältnisse vollständig wiedergeben. An und für sich kleine Fehler werden aber im Verlaufe einiger Zeit messbare Grössen erreichen und berücksichtigt werden müssen. Ein solcher Einfluss war offenbar schon in der etwas geringeren Grösse der Haken sowie dem langsamen Wachsthum der letzteren erkennbar. Während dieser Umstand noch keine hervorragende Bedeutung hatte, waren die im Folgenden zu erwähnenden Erscheinungen wohl in Betracht zu ziehen. Abgesehen davon, dass die ältesten Stammpartien allmählich abzusterben begannen, zeigte sich in den Spitzen der Aeste, sei es mit, sei es ohne Haken, eine eigenartige Wachsthumserscheinung.

Die Spitze wurde durchscheinend, verdünnte sich plötzlich und begann intensiv, negativ heliotropisch auszuwachsen. Ich konnte dies sowohl an Hell- wie an Dunkelkulturen beobachten. Auch andere Algen können bei längerer Kultur dasselbe Verhalten zeigen z. B. *Bornetia Callithamnion spec.*, *Laurencia*, *Bryopsis etc.* Aehnliche Vorgänge sind von Berthold [1]) bei zu starker Beleuchtung beobachtet worden, was in unserem Falle jedenfalls nicht überall zutrifft. Welche näheren Umstände hier betheiligt sind, entzieht sich zunächst noch unserer Einsicht. Da nun die Astspitzen meist mehr oder minder dem Licht zugewandt sind, so krümmen sich dieselben bei einem derartigen Auswachsen in Form eines Hakens um. Die so entstehenden Gebilde, die sich schon allein durch ihre unregelmässige, wellig gebogene Gestalt und ihre abweichende Färbung auszeichnen, sind durch ihre stets gleiche, vom Licht abgewandte Richtung, sowie durch den Umstand, dass sie an schon ausgebildeten Haken in der genannten Richtung aus der Hakenebene herauswachsen können (vergl. Fig. 7, Taf. VIII), mit den echten Rankenhaken gar nicht zu verwechseln.

Bei der Beobachtung der Hakenbildung werden wir uns die Frage stellen müssen, in wie weit die Richtung des Hakens durch innere oder äussere Einwirkungen beeinflusst wird. Da von den letzteren wohl in erster Linie das Licht in Betracht kommt [2]), so musste der Klinostatenversuch unter den besprochenen Kautelen ganz lehrreich sein. Aus diesem geht hervor, dass die Haken sich vom Hauptaste in radialer Richtung nach aussen wandten. An den im Freien gewachsenen Rankenhaken tritt diese Erscheinung nicht so scharf hervor. Es dürfte dies mit der folgenden Beobachtung in Beziehung zu bringen sein. In denjenigen Kulturen, wo wir es mit mehr oder minder seitlicher Beleuchtung zu thun hatten, zeigte die Richtung der Haken an den Aesten, welche von dem Lichte seitwärts getroffen wurden, grössere oder geringere Abweichungen von der oben genannten Anordnung und zwar nach der von der Lichtquelle abgewandten Seite. Ich habe hierbei den Eindruck gewonnen, dass wir es mit zwei Componenten zu thun haben, von denen die eine in inneren Ursachen, die andere in der Wirkung des Lichtes zu suchen ist. Auf diese Frage näher einzugehen, war mir nicht möglich, da denselben nur auf der Basis eines umfangreichen, experimentellen Apparates beizukommen ist.

1) Beitr. zur Morphologie etc., l. c., p. 515.

2) Für einen Einfluss der Schwerkraft liess sich kein Anhaltspunkt finden.

In Bezug auf die Entstehung der Haken an im Freien lebenden Pflanzen mögen noch einige Betrachtungen an die gewonnenen Resultate geknüpft werden. Welche Rolle andere Algen durch Abschwächung des Lichtes spielen, hatten wir schon früher gesehen. Diese Thatsache kann eine biologische Bedeutung erlangen, wenn wir folgendes, von mir häufig beobachtetes Beispiel ins Auge fassen. Ein Zweig einer hakenfreien Alge geräth mit einem anderen Algenthallus in Berührung, indem er sich zwischen dessen Aeste schiebt. Die Abschwächung des Lichtes veranlasst Hakenbildung, und nach erfolgter Umrankung sprosst ein neuer Thallus hervor. An den Belegexemplaren macht sich der bekannte Farbenunterschied deutlich bemerkbar. Bei dichtem Wuchs dürfte in selteneren Fällen vielleicht der eigene Thallus in ähnlicher Weise wirken können.

Neben den durch den Standort gebotenen Bedingungen scheint die Jahreszeit oder genauer die Höhe des Sonnenstandes das Ueberwiegen der einen oder der anderen der beiden *Hypnea*-Formen zur Folge zu haben. Leider fehlt mir die Erfahrung eines längeren Aufenthaltes; so viel konnte ich jedoch constatiren, dass bereits von Beginn des Februar an, also mit den ersten intensiver wirkenden Sonnenstrahlen, bis zum Schluss meines dortigen Aufenthaltes (Mitte März) für ebendenselben Standort die hakenlosen Pflanzen bei Weitem überwogen im Gegensatz zu dem während der voraufgehenden Monate daselbst bestehenden umgekehrten Verhältniss. Uebrigens mag an die bekannte Thatsache erinnert werden, dass zum Frühjahr sich eine ganze Reihe von Algen vom Niveau in grössere Tiefen in Folge zu starker Beleuchtung zurückzieht. Das gelegentlich beobachtete Auswachsen der *Hypnea*-Haken mag vielleicht auch der in den Frühjahrsmonaten sich fast von Tag zu Tag bemerkbar machenden Steigerung der Sonnenwirkung zuzuschreiben sein (vergl. p. 248).

Wie wir aus unseren Versuchen ersehen haben, kann fast jeder Ast resp. jedes Aestchen unter gewissen Bedingungen einen Haken bilden und so zur Ranke werden. Dies steht zunächst scheinbar im Widerspruch mit der Thatsache, dass im Freien erwachsene Rankenäste sich durch abweichende Verzweigung auszeichnen. Der Grund dürfte indessen darin zu finden sein, dass offenbar die meisten der im Freien gewachsenen Pflanzen von Anfang an unter dem Einfluss der schwachen Beleuchtung gestanden haben.

Endlich mag noch Erwähnung finden, dass ich den Vorgang des Anheftens des Hakens experimentell an alten sowie neu gebildeten Exemplaren zu verfolgen suchte, leider jedoch ohne Erfolg. Bei

dem Einklemmen kleiner Hölzchen in die Hakenöffnung liessen sich wohl Verletzungen der Oberfläche des Hakens nicht ganz vermeiden, in deren Folge die Haken meist in kurzer Zeit abstarben. Nur in einem Falle wuchs die Spitze ein kleines Stück am Substrat entlang.

Wir haben im Vorstehenden den Einfluss des Lichtes auf die Bildung der Ranken erkannt. Ob noch andere Factoren in ähnlicher Weise zu wirken vermögen, ist denkbar, wenngleich sich mir genauere Anhaltspunkte zu einer derartigen Annahme bisher nicht geboten haben.

d) Die Wurzelranken der *Hypnea*.

Im Anschluss an die Untersuchungen über die typischen Hakenranken möchte ich noch mit einigen Worten auf das Wachsthum der als „Wurzelranken" bezeichneten Thalluspartien eingehen, die sich ebenfalls an unserer *Hypnea* finden.

Betrachten wir den häufig von mir beobachteten Fall, wo *Hypnea*-Pflanzen einer anderen Alge, z. B. *Cystosira sp.* oder *Rhytiphloea pinastroides*, aufsitzen, Pflanzen, die zu gleicher Zeit mit einem dichten Filz der zierlichen, mehrere Centimeter hohen Thalli von *Corallina rubens* und *virgata* umgeben waren, so bemerken wir ausser dem aufrechten Thallus zwischen den Zweigen der drei genannten Pflanzen eine Anzahl von Aesten entlang kriechen, welche sich verzweigend, nach allen Richtungen des Raumes verlaufen und in scheinbar regelloser Weise die Substratpflanzen umschlingen. Gelangen einzelne Zweige an die Oberfläche des Substrates[1]), so beschreiben sie einen sanften Bogen, um sogleich oder erst nachdem sie ein Stück an der Substratoberfläche entlang gekrochen sind, wieder in letzterem zu verschwinden (vergl. Fig. 9, Taf. VIII, sowie p. 277). Die Art der Verzweigung weicht von der des aufrechten Thallus ab. Die kleinen Aeste fehlen gänzlich, während die grösseren Zweige meist in stumpfem Winkel zum Hauptast verlaufen. Die an der Substratoberfläche sich umbiegenden Aeste sind fast ausschliesslich auf der convexen Seite mit einer Anzahl von Seitenästen kammartig besetzt (vergl. Fig. 9, Taf. VIII). Dieselben können entweder zu einem aufrechten Thallus auswachsen, oder in derselben Weise wie der Muttersspross wieder in das Substrat eindringen. Auf ihrer convexen

1) Als „Substrat" bezeichne ich der Kürze halber das von den genannten Algen gebildete, filzartige Zweiggewirr.

Seite kann sich dasselbe Spiel wiederholen. In den meisten Fällen kann man an losgerissenen, aufrechten Thallis den bogenförmigen Mutterspross noch erkennen. Vergl. Fig. 1, Taf. VIII.

Die Dicke der Wurzelranken ist sehr grossen Schwankungen unterworfen, bald ist sie so gross, wie die der Hauptäste des aufrechten Thallus, bald nur $^1/_4$—$^1/_5$ derselben. In letzterem, etwas selteneren Falle weicht übrigens ihr innerer Bau etwas von dem der übrigen ab. Der centrale Cylinder wird aus grossen, ziemlich dickwandigen Zellen gebildet. Dieselben grenzen nach aussen direct an das meist dreischichtige Assimilationsgewebe an, dessen Zellen in radialer Richtung geordnet sind. Diese dünnen, Wurzeln vergleichbaren Thallustheile scheinen die ältesten Partien darzustellen und finden sich an den dichtesten Stellen des Substrates, mit letzterem allenthalben durch Rhizinen verbunden. Die dicken Wurzelranken bilden ebenfalls, doch bei Weitem nicht so häufig, Haftfasern.

Ein sehr grosser Theil der Wurzelranken endet übrigens in Haken, die in den meisten Fällen einen Zweig ergriffen und neue Sprosse gebildet haben. Sie weichen in ihrer Gestalt insofern von den früher besprochenen ab, als ihnen meist die charakteristische Dicke des Querschnittes fehlt[1]).

So lange das Zweiggewirr locker ist, verlaufen die Zweige in sanftgebogenen Linien; macht sich dagegen Raummangel bemerkbar, so nehmen sie ein gedrungenes, korallenartiges Aussehen an. Die Aeste bleiben dann höckerartig klein, während ihre Zahl sich relativ vermehrt hat. Auch bei anderen Algen, z. B. *Cystoclonium* und *Furcellaria*, finden sich Wurzelranken, welche theilweise ein ähnliches Verhalten zeigen. Nach Stroemfeldt[2]) entsprossen dieselben, die bei erstgenannter Pflanze von gleichem Bau wie die übrigen Sprosstheile sind, der Wurzelscheibe. „Sie befestigen sich dadurch, dass sie sich um in der Nähe befindliche Gegenstände schlingen oder biegen, während die Spitze freibleibt.“ „Bei *Furcellaria* hingegen werden sie ausschliesslich von langgestreckten, etwas dickwandigen Zellen gebildet und kriechen nach aussen über die Unterlage hin, indem sie sich reichlich verzweigen und sich mit den etwas erweiterten Spitzen der Zweige befestigen und zahlreiche, aufrechte Sprosse von demselben Bau wie die Hauptsprosse

---

1) Vereinzelt habe ich beobachten können, dass sich bei dem späteren Aussprossen auch die Hakenspitze betheiligte.

2) l. c., p. 400.

aussenden." Den Anheftungspunkt der ehemals auskeimenden *Hypnea*-Sporen habe ich an dem ausgewachsenen Thallus in Folge des Astgewirres der Substratpflanzen nicht auffinden können, doch lässt sich aus dem Umstande, dass der aufrechte Thallus stets aus den Wurzelranken entspringt, schliessen, dass letzterer in dem Aufbau des ganzen Thallus das Primäre darstellt (vergl. Hauck, l. c.). Der Grad seiner Ausbildung scheint übrigens von der Beschaffenheit des Substrates abzuhängen. Unter gewissen Bedingungen kann das Auswachsen des aufrechten Thallus auf ein Minimum reducirt sein. Bisweilen vermag ein Zweig des aufrechten Thallus in Rankenform aussprossen, wenn er auf festes Substrat stösst.

Die Frage nach den das eigenartige Wachsthum der Wurzelranken bedingenden Factoren lässt sich definitiv nur auf experimentellen Wege lösen. Indessen glaube ich auf Grund eines grösseren Vergleichsmaterials einige Angaben machen zu können.

In erster Linie werden wir, wie in so vielen Fällen, die Bedeutung des Lichts berücksichtigen müssen. Von einer Reihe von Algen wissen wir, dass gewisse Thallustheile sich in Bezug auf die Wachsthumsrichtung dem Licht gegenüber von anderen desselben Thallus trotz äusserlicher Uebereinstimmung des Aufbaues verschieden verhalten können. So kriechen z. B. bei einigen *Polysiphonia* - Arten (*P. tenella* etc.) einzelne Hauptäste an dem Substrat senkrecht zum Lichteinfall entlang, während andere Seitenzweige aufrechtstehende Sprosse bilden. Ganz so einfach können nun die Verhältnisse in unserem Beispiel nicht liegen, obwohl im Princip eine gewisse Aehnlichkeit vorhanden ist. Betrachten wir speciell die schon beschriebenen bogenförmigen Krümmungen der Wurzelranken, so hatten wir dieselben nur an der Grenze des Substrates in dieser charakteristischen Form constatieren können. Als Ursache derselben konnte die Schwerkraft nicht in Frage kommen, da die Krümmungsebenen die verschiedensten Lagen zum Erdradius einnahmen. Für Contactwirkungen liessen sich ebenfalls keine Anhaltspunkte finden (vergl. p. 259), wohl dafür gegen einen Einfluss des Lichtes. Wir müssen hierbei berücksichtigen, dass das „Substrat", entsprechend dem aufrechten Wuchs der *Cystosira*- resp. *Rhytiphloea*-Pflanzen, auf allen Seiten, wenn auch nicht immer in gleicher Stärke, vom Lichte getroffen wurde. Im Innern desselben war das Licht stark abgeschwächt, was sich auch durch die Farbe des *Hypnea*-Thallus bemerkbar machte.

Wenn also ein *Hypnea*-Zweig sich in das Substrat hineinbog, so war offenbar negativer Heliotropismus hieran betheiligt. Derselbe Vegetationspunkt war aber kurz vorher aus dem Substrat heraus dem Lichte zu gewachsen, hatte sich also positiv heliotropisch gezeigt. Dieses sich scheinbar widersprechende Verhalten besitzt indessen ein Analogon in einigen von Stahl[1]) und Berthold[2]) experimentell nachgewiesenen Vorgängen und dürfte hierdurch theilweise seine Erklärung finden. Es ist nämlich das heliotropische Verhalten der Zweigspitzen von zahlreichen Algen derart von dem herrschenden Beleuchtungsgrade abhängig, dass dieselben bei schwacher Beleuchtung positiv, bei stärkerer transversal, schliesslich bei zu starker Beleuchtung negativ heliotropisch reagiren. Wenn also ein Rankenzweig aus dem nur wenig Licht bietenden Zweiggewirr heraustritt, wird er nacheinander die oben genannten Stadien durchlaufen können, sofern er auf eine entsprechende Beleuchtungsintensität abgestimmt ist.

Die Intensität der Reaction wird je nach der local herrschenden Beleuchtung, sowie der Individualität des einzelnen Zweiges von Fall zu Fall verschieden sein. Wenn einzelne Aeste dauernd positiv heliotropisch reagiren, wachsen sie zu dem bekannten aufrechten Thallus aus. Die auf der Convexseite der beschriebenen Krümmungen auftretenden Verzweigungen mögen mit den Beleuchtungsverhältnissen im Zusammenhang stehen. Das im Substrat herrschende Durcheinander von Zweigen wird natürlich durch die nach allen Seiten aussprossenden *Hypnea*-Zweige noch vermehrt, die in der durch ihre Anlage bedingten Richtung zunächst weiterwachsen, dann aber entweder rein passiv durch vorliegende Hindernisse oder durch sich geltend machende Lichtreizreactionen abgelenkt werden.

Ausser bei der Rhizinenbildung und dem korallenartigen Auswachsen gewisser Zweige, hat sich für die Bedeutung des Contactes kein Anzeichen finden lassen. Ein solcher hätte sich doch jedenfalls an stärkeren resp. isolirt stehenden Algenstämmen durch entsprechende Ablenkungen bemerkbar machen müssen. Dementsprechend ist streng genommen die Bezeichnung „Wurzelranke“ nicht ganz zutreffend. Da dieser Begriff jedoch schon von Stroemfeldt für im Princip verwandte Organe eingeführt war, so glaubte ich hiervon nicht abgehen zu sollen, zumal er uns eine gute Vorstellung von der Thätigkeit jener Organe

1) Botan. Zeitung 1880, p. 412.

2) l. c., p. 575.

bietet. Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass die Function der beschriebenen Organe, in der Ausbreitung und Befestigung der aufrechten Thalli auf dem Substrat besteht.

II. *Spyridia aculeata* J. Ag.[1]).

Spyridia aculeata, ein weiterer Repräsentant einer rankentragenden Alge, schliesst sich in ihrem Verhalten eng an die vorher besprochene *Hypnea* an. Aus diesem Grunde werde ich mich auf eine kurze Darstellung der Hauptpunkte beschränken können. Experimente sind nicht angestellt worden[2]). Ehe ich jedoch auf unseren Gegenstand speciell eingehe, sei es mir erlaubt, den Bau unserer Alge in groben Zügen zu skizziren.

Der strauchförmige, verzweigte, fadenförmige Thallus besteht aus einer monosiphonen gegliederten Fadenachse, welche bis zur Spitze dicht berindet ist. Nur die Kurztriebe, welche den ganzen Thallus, wenigstens an seinen jüngeren Partien ziemlich dicht besetzen, sind an den Querwänden von einer schmalen Rindenzone umgeben. Sie enden in einer Stachelspitze und sind mit den bereits erwähnten, hakenförmigen Borsten besetzt. Die Kurztriebe fallen ziemlich frühzeitig ab. Die Langtriebe, welche stets nach der

1) Obwohl diese Pflanze in den Verzeichnissen der Algen des Golfes von Neapel von Falkenberg (Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel, I. Bd., 1879) und Berthold (ebendaselbst, Bd. III, 1882) sowie in Ardissone's Phycologia mediterranea sich nicht angegeben findet, dürfte dieselbe doch bei Neapel sowohl wie im Mittelmeer nicht zu selten vorkommen. Während meines Aufenthaltes daselbst habe ich sogar ausschliesslich, wenn auch nicht zu häufig, diese einzige Species zu Gesicht bekommen. Speciell für denselben Standort (Castel del ovo) wird sie übrigens schon von Cramer (Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Ceramiaceen, 1863) nachgewiesen. Von *Sp. filamentosa*, welche allein von den genannten Autoren sowie von Hauck für die Adria angegeben wird, unterscheidet sie sich namentlich durch die hakig gebogenen Stacheln der Kurztriebe in ganz charakteristischer Weise. Ausserdem weicht die Divergenz der Langtriebe mit $^1/_4$- von der der *Sp. filamentosa* mit $^5/_{13}$-Stellung ab (vergl. Cramer, l. c., p. 76). Die hakigen Einrollungen, mit denen wir uns näher zu beschäftigen haben werden, sind ebenfalls nur an *Sp. aculeata* beobachtet worden. Agardh (Species, ordines etc., Bd. III, p. 269) unterscheidet drei Varietäten: *aculeata*, *Berkeleyana* und *Hypneoides*, welch' letztere die rankentragende Form darstellt. Dieselbe ist aber durch alle möglichen Uebergänge mit den anderen beiden verbunden. An dieser Stelle sei mir gestattet, Herrn Prof. Hieronymus, Kustos am kgl. botan. Museum in Berlin, für die liebenswürdige Unterstützung bei Benutzung des Herbars meinen Dank auszusprechen.

2) Einzelne Exemplare habe ich über drei Monate lebend erhalten, ohne dass sie jedoch an Grösse zugenommen hätten.

Spitze an Länge abnehmen, zeigten an sämmtlichen, von mir beobachteten Exemplaren, abgesehen von einzelnen, kleineren Adventivsprossen eine zweizeilige Anordnung, wodurch der ganze Thallus annähernd in einer Ebene angeordnet war[1]).

Einzelne Aeste zeigen nun analog den Haken der *Hypnea* Einrollungen der Spitze, welchen, wie wir sehen werden, dieselbe Bedeutung als Ranken[2]) zukommt. Die Vertheilung auf dem Thallus ist ziemlich regellos; meistens sind es die Spitzen der Hauptäste, bisweilen diejenigen kleinerer Seitenäste. Ihre Zahl ist sehr schwankend, scheint jedoch nicht die Höhe derjenigen von *Hypnea* zu erreichen. Der hakentragende Ast weicht in Bezug auf die Verzweigung in den oberen Partien etwas von den übrigen ab. Kurztriebe fehlen hier sowohl wie auf dem Haken selbst fast gänzlich, die Langtriebe bleiben ebenfalls nur kurz; erst in einiger Entfernung vom Haken erreichen sie eine grössere Länge. Die Richtung des Hakens ist derart, dass die durch die Krümmung gelegte Ebene senkrecht zur Verzweigungsebene des dazugehörigen Langtriebes steht. Die Richtung und Verzweigungsart des Hakens sind beides Einrichtungen, welche offenbar mit der Function der Ranke im Zusammenhange stehen. Vergl. Fig. 10, Taf. VIII.

Die Hakenkrümmung erreicht meist eine volle Umdrehung. Dieselbe bildet die directe Fortsetzung des schon an seinem oberen Ende leicht gebogenen Tragzweiges und stellt mit diesem eine gleichmässig verlaufende Spiralkurve dar. Vergl. Fig. 11, Taf. VIII. Ungefähr in gleichem Verhältnisse mit der Zunahme der Krümmung macht sich eine allmähliche Dickenzunahme des Zweiges bemerkbar, welche im Haken selbst ihr Maximum erreicht und nach dem zugespitzten Hakenende ziemlich schnell wieder

---

1) Mit der nach Cramer bereits angegebenen Divergenz von $^1/_4$, die sich auf Lang- und Kurztriebe zusammen bezieht, steht dies insofern im Einklang, als nach diesem Autor jeder 6te (häufiger 7te) Seitentrieb eine unbegrenzte Entwickelung zeigt, während die übrigen zu Kurztrieben werden. Soweit es sich um die erstgenannte Zahl handelt, muss eine zweizeilige Anordnung resultiren. An unseren Exemplaren ist es, wenn auch nicht immer der 6te, so doch häufig der $2 \cdot n$te Ast (d. h. 2te, 4te, 6te, 8te), was an dem soeben Gesagten nichts ändert. Andererseits ist aber auch zu beobachten, dass der 5te oder 7te Ast als Langtrieb ebenfalls in derselben Ebene zu liegen kommt. Es ist wahrscheinlich, dass hier der Einfluss einseitiger Beleuchtung eine Rolle spielt (vergl. Berthold, Beitr. zur Morphol. etc., l. c., p. 602). Leider habe ich das *Spyridia*-Material nicht selbst gesammelt, so dass ich über die Standortsverhältnisse nichts aussagen kann.

2) Eine diesbezügliche Angabe habe ich in der Literatur nicht gefunden.

abnimmt. Diese Verdickung verdankt ihren Ursprung hauptsächlich einer Grössenzunahme der Centralzellen in der Querrichtung. Aber auch die Rinde zeigt auf dem Querschnitt eine theilweise Verstärkung. Vergl. Fig. 12, Taf. VIII. Sie hat nämlich auf der Innenseite des Hakens eine Zunahme an Zellen mit entsprechender Verdickung erfahren, wodurch die Centralachse eine excentrische Stellung erhält (d. h. in umgekehrter Anordnung wie bei *Hypnea*). Nach der Basis zu verschwindet dieser Zuwachs zunächst wieder, um aber in einiger Entfernung auf allen Seiten gleichmässig wieder aufzutreten und bis zur Basis des Zweiges allmählich an Stärke zuzunehmen. Der secundäre Rindenzuwachs entsteht dadurch[1]), dass die ursprünglichen Rindenzellen an ihrem Basalende rhizinenartig aussprossen. Die Rindenfäden, welche sich später verzweigen und Querwände bilden, nehmen mehr und mehr an Länge zu, indem sie meist auf den Querwänden der primären[2]) Rindenzellen entlang wachsen. Sie bilden schliesslich ein dichtes, mehrschichtiges Gewebe, die secundäre Rinde. Dieser Wachsthumsprocess setzt dicht unter der Spitze ein.

Die primären Rindenzellen, welche die Centralachse, in der Querrichtung geordnet, zonenartig umschliessen (auf jede Centralzelllänge kommen 2 Rindenzellen), zeigen nun auf der concaven Seite des Hakens eine weit geringere Länge, als auf der Convexseite. Ihre Längen stehen in directem Verhältnisse zum Krümmungsradius beider Seiten, welches häufig sogar $^1/_2$ beträgt. Die aufsprossenden Rindenfäden werden also in diesem Falle auf der Innenseite des Hakens doppelt so dicht, als auf der äusseren stehen. Nehmen wir nur eine auf beiden Seiten gleiche Wachsthumsgeschwindigkeit derselben an, so wird innerhalb derselben Zeit die secundäre Rinde auf der Innenseite des Hakens an Zellenzahl die doppelte Stärke von der auf der äusseren erlangt haben. Thatsächlich ist indessen die Wachsthumsgeschwindigkeit auf der ersteren Seite grösser als auf der letzteren, wie auch die Dicke der einzelnen Fäden entsprechende Unterschiede zeigt. Vergl. Fig. 12, Taf. VIII.

Nachdem wir den Bau der Hakenranken kennen gelernt haben, wollen wir kurz die Function derselben besprechen. Dieselbe

---

1) Vergl. Cramer, l. c., p. 75.

2) Als primäre Rindenzellen bezeichne ich der Kürze wegen alle die Zellen, welche direct mit der Centralachse in Contact stehen. Es weicht dies etwas von der Cramer'schen Auffassung ab (l. c., p. 72).

spielt sich in ganz analoger Weise wie bei *Hypnea* ab. Hat sich ein Ast einer anderen Alge in dem Haken gefangen, so beginnt der letztere sich einzurollen. Die Zahl der Windungen kann bis zu 3 hinaufgehen. Ob die Spitze durch Längenwachsthum sich hieran betheiligt, vermag ich nicht anzugeben. Gleichzeitig mit der Umrankung findet Rhizinenbildung statt. Die Rhizinen verlaufen isolirt, in grösseren Abständen von einander. Sie sind dickwandig und enden an der Contactstelle in einer kleinen Haftscheibe.

Leider konnte ich nicht entscheiden, ob mit dem Befestigen an einem fremden Gegenstand die Function der Ranke erschöpft ist. Unter dem von mir beobachteten Material, welches allerdings nicht sehr umfangreich war, habe ich wohl eine grössere Zahl angehefteter Ranken gefunden, niemals jedoch ein nachträgliches Aussprossen erkennen können. Trotzdem bin ich geneigt, entsprechend dem Verhalten von *Hypnea*, eine derartige Fähigkeit auch für *Spyridia* anzunehmen.

Erwähnung mag noch finden, dass Verletzung der Hakenspitze ein Auswachsen der nächsten Zweiganlagen, sowie Neubildung von Vegetationspunkten an der Wundstelle rings um die Centralachse veranlasst.

Auf die Analyse der Bedingungen der Rankenbildung konnte aus dem bereits genannten Grunde nicht eingegangen werden.

III. *Nitophyllum uncinatum* Ag.[1]).

In dem folgenden Abschnitt werden wir uns mit einer Alge beschäftigen, welche in mehr als einer Hinsicht sich in Bezug auf die uns interessirenden Punkte von den bereits besprochenen unterscheidet. Als ein Vertreter der Delesseriaceen besitzt *Nitophyllum uncinatum* einen flach ausgebreiteten, fast durchgängig aus einer Zelllage bestehenden Thallus. Derselbe ist von einem System nur mikroskopisch wahrnehmbarer Adern durchzogen, die sich nicht über die Thallusfläche erheben[2]). Die Adern entstehen durch nachträgliche Theilung gewisser Thalluszellen in 3—5 entsprechend kleinere Tochterzellen; die neu gebildeten Zellwände liegen parallel

---

1) Syn.: *Nit. laceratum* v. *uncinatum* Grev. *Cryptopleura lacerata* v. *uncinata*.

2) In der Längsrichtung sind die Aderzellen meist etwas gestreckt.

zur Thallusfläche. Die Adern verlaufen in der Längsrichtung des Thallus, sich unregelmässig dichotom theilend, mehr oder weniger auch Anastomosen bildend. Im Uebrigen sei noch zur kurzen Information Folgendes nach Hauck[1]) erwähnt: Thallus „von der Basis an unregelmässig di-trichotom und etwas fiederartig getheilt. Segmente 2—4 mm breit (bei manchen Formen hin und wieder schmäler), fast linear. Endsegmente zugespitzt, einzelne hakig gekrümmt." Diese letztgenannten Segmente stellen die Ranken dar, mit denen wir uns im Folgenden zu beschäftigen haben[2]).

a) Der Bau der Ranken.

Die Rankensegmente, welche am Rande des Thallus bisweilen in grosser Zahl entspringen, weichen in ihrem Aufbau von dem übrigen Thallus verschiedentlich ab. Sie sind stets von schmaler, linearer Gestalt und mehr oder minder auf beiden Seiten mit kleineren Seitenlappen besetzt. Ihre Spitzen enden, wie bereits angedeutet, in einem kurzen Haken, dessen Krümmungsebene mit der Thallusfläche zusammenfällt. Analog den früher besprochenen Beispielen stellen diese Haken den eigentlich rankenden Theil dar. Ihre Krümmung beträgt meist einen Kreisbogen von 180—270°, kann jedoch selbst über eine volle Windung hinausgehen, in welch' letzterem Falle der umschlossene Raum sich nur durch einen schmalen Spalt nach aussen öffnet.

Betrachten wir den Haken in der Flächenansicht unter dem Mikroskop, vergl. Fig. 16, Taf. VIII, so erkennen wir, dass die ganze Convexseite so wie die Spitze selbst aus kleinen, fast meristematischen Zellen gebildet wird, denen eine bestimmte Anordnung, wie dies für den ganzen Thallus unserer Pflanze typisch ist[3]), fast gänzlich fehlt. Die äussere Peripherie zeigt eine Anzahl von kleinen Ausbauchungen, aus meristematischen Zellen bestehend, welche ebensoviele Anlagen neuer Segmente darstellen, von denen übrigens die an der Ansatzstelle der Hakenkrümmung befindlichen meist schon zu kleinen Lappen herangewachsen sind. Nach der concaven Seite des Hakens zu nehmen die Zellen mehr und mehr

1) l. c., p. 171.

2) Auch für diese Alge habe ich Literaturangaben über die Rankenfunction der Hakensegmente nicht finden können.

3) Vergl. Nägeli, Die neueren Algensysteme, 1847, p. 234.

an Grösse zu; ihre Gestalt ist auch hier isodiametrisch, bisweilen ein wenig in der Längsrichtung des Hakens gestreckt. Ein Maximum, welches die Grösse der ausgewachsenen Zellen des gewöhnlichen Thallus noch übertrifft, erreichen die Zellen auf der der inneren Hakenseite zu gelegenen Hälfte. Am Innenrande selbst sind sie wieder etwas kleiner, ohne jedoch meristematischen Charakter aufzuweisen. An der Hakenspitze gehen sämmtliche Zellen in Meristem über.

In der Flächenansicht macht sich ferner eine der Lage der grösseren Zellen entsprechende Wölbung des Thallus bemerkbar, die uns erst auf dem Querschnitt verständlich wird. Endlich können wir auf der inneren Seite des Hakens eine Anzahl zahnartiger Fortsätze beobachten. Es sind dies in der Entwickelung stehen gebliebene Rhizinenbündel, wie wir sie in ähnlicher Weise bei *Hypnea* gesehen haben. Bemerkenswerth ist, dass dieselben keineswegs immer auf der Medianlinie stehen, sondern Abweichungen bald nach der einen, bald nach der anderen Seite zeigen.

Nicht unerhebliche Abweichungen von dem gewöhnlichen Thallusaufbau zeigt uns ein Querschnitt des Hakens. Während die mittleren Partien des Hakensegmentes noch das normale Bild einer Zelllage mit den darin zerstreuten Nerven zeigt, erkennen wir am Haken selbst ein mehrschichtiges Gewebe, welches die innere Hälfte desselben einnimmt (vergl. Fig. 15, Taf. VIII). An seiner dicksten, näher dem inneren Rande befindlichen Stelle weist dasselbe 5—7 Zelllagen auf. Nach der Innenseite nimmt es nur wenig an Stärke ab, nach aussen dagegen geht es allmählich keilförmig in eine Zelllage über, deren Zellen ebenfalls der Keilform entsprechende Grössenunterschiede zeigen. Die Bildung des Gewebekörpers ist analog der der Nerven. durch nachträgliche Theilungen der ursprünglich eine Zellfläche bildenden Thalluszellen vor sich gegangen, hauptsächlich durch zur Thallusebene parallel verlaufende, seltener durch senkrecht dazu stehende Querwände. Hierbei hat jedoch eine Grössenzunahme der Tochterzellen stattgefunden, woraus ein die Hakenöffnung einfassender, wulstartiger Gewebering[1]) entstand, dessen Dicke 4—5 mal so gross als die des

1) Da man in der Flächenansicht die Randpartien dieses Wulstes unter spitzem Winkel betrachten muss, so erscheinen selbst isodiametrische Zellen etwas gestreckt. Vergl. oben.

gewöhnlichen Thallus ist[1]). Die Bedeutung des Ringes dürfte in der mechanischen Verstärkung des Hakens liegen, die gerade an dieser Stelle zum sicheren Functioniren der Ranke besonders nothwendig ist.

Die hakentragenden Segmente sind besonders reichlich von Adern durchzogen, welche in der Längsrichtung verlaufen und durch zahlreiche Anastomosen ein dichtes Netz bilden. Nach der Spitze zu nähern sie sich mehr und mehr der Bauchseite des Hakensegmentes, bis dieselben dicht nebeneinander liegend in den beschriebenen Wulst übergehen. Vereinzelt zweigen sich schon vorher ein oder wenige Aeste ab, die zunächst am Grunde des Hakens frei enden, später aber sich in die neu aussprossenden Segmente verlängern. Der Haken selbst zeigt sonst keine Nerven.

Es war bereits erwähnt worden, dass die Hakensegmente theilweise mit kleineren Seitensegmenten besetzt sind[2]). Letztere zeigen in ihrer Anordnung einiges Beachtenswerthe. Während der Thallus sich gewöhnlich in di-trichotomer Weise verzweigt, die Segmente also unter sich gleichwerthig sind, haben wir es hier mit seitlichen Anhängseln zu thun. Ihre Gestalt ist lappig abgerundet oder spindelförmig. Häufig haben sie ihr Wachsthum endgültig eingestellt, können jedoch später auch zu neuen Hakensegmenten aussprossen. Auf der Rückseite des Hakensegmentes können sie in grösserer Zahl auftreten, demselben ein kammartiges Aussehen verleihend. Als Anlagen setzen sie sich, wie wir bereits gesehen haben, bis auf die Rückseite des Hakens selbst fort. Auf der Bauchseite dagegen sind sie nur sehr spärlich vertreten, meist 1—2 Lappen, bisweilen auch ganz fehlend. Die Bedeutung dieser Thatsache ist offenbar dieselbe, welche wir schon bei *Hypnea* und *Spyridia* als im Zusammenhange stehend mit der Function dieser Organe erkannt haben[3]). Unter gewissen Verhältnissen erreichen die Hakensegmente bisweilen eine ziemliche Länge, alsdann erscheinen sie auf der unteren Hälfte beiderseits mehr oder minder stark gelappt resp. gefiedert.

Verfolgen wir die Entwickelungsgeschichte der Hakensegmente,

1) Es mag noch Erwähnung finden, dass gelegentlich der Thallus von *Nitophyllum uncinatum* sowie auch anderer Arten mehrschichtig ist. Theilweise spielt hierbei vielleicht das Alter eine Rolle.

2) Bisweilen können dieselben fast ganz fehlen.

3) Bei gedrungenem Wuchse kann es bisweilen vorkommen, dass ein Segment der Bauchseite dicht an den Haken heranrückt, wie wir es in Fig. 14, Taf. VIII sehen.

so können wir an einer sich schwach bemerkbar machenden Einkrümmung der oberen Partien des jungen Segmentes schon ziemlich frühzeitig die zukünftige Richtung des Hakens erkennen. Wird ausserdem auf der Bauchseite, wie in den meisten Fällen, ein Seitensegment angelegt, so kommt hierdurch, zusammen mit obiger Krümmung, ein eigenartiges, entfernt einer Sichel ähnliches Bild zu Stande, welches für die jungen Rankensegmente sehr charakteristisch ist (vergl. Fig. 17a, 17b, Taf. VIII). Ein dem in Fig. 17b abgebildeten Haken entsprechendes Entwickelungsstadium wird von Kützing in seinen Tab. Phycol., Vol. XVI., tab. 25, Fig. e abgebildet. Die endgültige Krümmung des Hakens muss durch einen intensiven Zelltheilungsprocess auf der convexen Seite erfolgen, zumal auf der concaven Seite die Zellen durch nachträgliche Streckung bedeutend an Grösse zunehmen, wie wir gesehen haben. Plasmolyse an fertig gebildeten Haken vorgenommen, liess keine Veränderung der Hakenöffnung erkennen.

b) Die Function der Ranken.

Wir wollen uns jetzt der Function der Ranken zuwenden. Hat sich ein Algenzweig in dem Haken gefangen, so beginnt dieser in derselben Weise wie bei *Hypnea* und *Spyridia* sich einzurollen und die Stütze zu umklammern. Die Einrollung, welche in der Ebene des Hakens erfolgt, kann bis 2 ½ Umdrehungen erreichen, indem Windung neben Windung zu liegen kommt. Da die Oeffnung des Hakens nur einen geringen Durchmesser besitzt, so können natürlich nur Objecte mit kleinem Querschnitt wie: *Gelidium*, *Bryopsis*, *Corallina* etc. umrankt werden. Die Spitze des Hakens scheint sich an der Umrankung durch Neuzuwachs wenig oder gar nicht zu betheiligen. Zu gleicher Zeit wachsen die schon vorhandenen resp. sich neu bildenden Rhizinenanlagen aus, ohne dass sie direct von dem ergriffenen Objecte berührt sein brauchen. Sie bestehen aus kleinen säulenartigen Gewebekörpern, welche von einer Zahl septirter, starkwandiger Hyphenzellen gebildet werden. Auf das Substrat auftreffend, wachsen die Randrhizinen noch etwas an demselben entlang, und bilden so eine unregelmässig sternförmige, gelappte Haftscheibe.

Bevor ich auf die weiteren, nach Ergreifen einer Stütze einsetzenden Wachsthumsprocesse eingehe, möchte ich auf das Verhalten derjenigen Hakensegmente, welche keine Gelegenheit zum Anheften

gefunden hatten, zurückkommen, da sie sich von den bisher besprochenen Fällen unterscheiden. Sobald nämlich der Haken fertig ausgebildet ist, beginnt unter den genannten Bedingungen stets ein Theil der früher erwähnten Seitensegmente resp. Segmentanlagen, auszuwachsen. Hauptsächlich sind es die an der Ansatzstelle des Hakens befindlichen Segmente, nicht selten auch die weiter unten gelegenen Seitenlappen der Rückseite, die sich an diesem Aussprossen betheiligen. Die Spitze, sowie die unmittelbar auf der Hakenkrümmung sich findenden Anlagen nehmen hieran nicht theil. Die aussprossenden Segmente zeigen eine schmale, spindelförmige Gestalt und lassen sehr bald die charakteristischen Merkmale junger Rankensegmente erkennen. Sie werden zu neuen Ranken. Die Zahl derer, welche sich von einem Hakensegmente abzweigen, schwankt gewöhnlich zwischen 2 und 5; meistens sind es jedoch nur 2—3, welche, dicht am Haken entspringend, theilweise die Fortsetzung des ursprünglichen Segmentes bilden. Die Richtung der neuen Haken in Bezug auf den Muttersspross ist an keine Regel gebunden, obwohl es nach der Fig. 14, Taf. VIII zuerst so scheinen möchte. Die neu entstandenen Hakensegmente können in derselben Weise aussprossen und so sich das Spiel mehrmals wiederholen. In unserer Fig. 14 können wir z. B. vier Generationen hintereinander unterscheiden. Bisweilen ist es schwierig ohne Berücksichtigung der Entwickelungsgeschichte den ursprünglichen Haken, der jetzt als ein kleiner, hakiggekrümmter Seitenlappen erscheint, in seiner vollen Gestalt wieder zu erkennen. In dem extremsten Falle resultirt aus dem oben beschriebenen Wachsthum ein Thallus, der, nach Art eines Sympodiums sich aufbauend, durch seinen Habitus von der ursprünglichen Ausgangsform des Thallus ganz erheblich verschieden ist.

Der ehemals in einer Ebene angelegte Thallus zeigt ausserdem an den einzelnen Segmenten mehr oder weniger unregelmässige spiralige Drehungen und Faltungen, die offenbar mit den Beleuchtungsverhältnissen zusammenhängen. Da er nämlich Mangels einer geeigneten Unterlage, im Gegensatz zu anderen Formen derselben Alge, frei flottirt und so von den verschiedensten Seiten vom Lichte getroffen wird, werden zur Erreichung der jeweilig günstigsten Lichtlage Wachsthumsprocesse einsetzen, die zu dieser unregelmässigen Wuchsform führen [1]).

1) Die regelmässigen Spiraldrehungen, wie sie sich am prägnantesten an gewissen Formen von *Vidalia volubilis*, *spiralis*, *serrata* u. a. zeigen, haben offenbar mit

Anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn ein Haken Gelegenheit gehabt hat, einen Stützpunkt zu ergreifen. Auch hier beginnt sofort eine neue Wachsthumsthätigkeit, welche sich jedoch nur auf die auf dem Haken selbst resp. in unmittelbarer Nähe desselben befindlichen Segmentanlagen beschränkt. Die Art des Auswachsens weicht erheblich von der oben beschriebenen ab. Die neuen Segmente beginnen sich keilartig zu verbreitern und neue, ähnliche Segmente anzulegen, welche di- resp. trichotom angeordnet sind; wir erkennen in diesem Spross die gewöhnliche Thallusform wieder, wie sie uns aus der Diagnose bekannt ist. Der Unterschied in dem Auswachsen tritt uns in dem in Fig. 18, Taf. VIII abgebildeten Beispiel besonders deutlich entgegen. An einem freigebliebenen Haken hatten sich 2 neue Ranken gebildet, von denen die eine einen *Gelidium*-Ast erfasst und umschlungen hatte, die andere dagegen ohne Stützpunkt geblieben war. Während nun letztere wiederum 2 neue Ranken gebildet hat, die sich schon anschicken in derselben Weise wieder auszusprossen, ist der Haken der anderen Ranke in jener oben beschriebenen breiten, keilförmigen Form ausgesprosst. Diese Segmente entsprechen ihrer Lage nach den beiden Ranken des gleich alten Hakensegmentes. In älteren Stadien würden wir, wie sie in der Figur nur erst angedeutet sind, wahrscheinlich noch einige ähnliche Segmente dicht am Hakenende vorfinden, wodurch eine Ausbreitung nach allen Seiten erzielt wird.

Das weitere Wachsthum der soeben beschriebenen Segmente wird von noch weiteren Umständen beeinflusst. Steht nämlich der umschlungene Zweig isolirt, so dass die auswachsenden Thalli frei enden, ohne eine Unterlage zu finden, so wachsen schon die nächstfolgenden Tochtersegmente wieder in schmaler Form aus und schreiten meist sofort zu neuer Rankenbildung[1]). Vergl. Fig. 19, Taf. VIII. Geschieht dies ziemlich gleichmässig, so können bis 10 und mehr neue Ranken aus einem Haken entstehen, von denen dann je eine grössere Zahl einer gemeinsamen breiten, dem ursprünglich in dieser Form angelegten Thallus entsprechenden Basis aufsitzen.

Treffen dagegen die Segmente auf eine geeignete Unterlage,

den oben genannten Erscheinungen nichts gemeinsam. Sie scheinen nach dem von mir untersuchten, frischen und trockenen Material, je nach der Art eine bestimmte Drehungsrichtung aufzuweisen, so z. B. *V. volubilis* und *spiralis* nach rechts, *V. serrata* nach links.

1) Vergl. p. 271.

so wird das Wachsthum in derselben Weise, d. h. mit di-trichotomer Verzweigung fortgesetzt[1]) nach Art der gewöhnlichen Thallusform.

Je nach der Unterlage machen sich jedoch einige Abweichungen bemerkbar[2]). Für die Ausbildung einer breitlappigen Form, welche als Extrem der fein vertheilten gegenübergestellt werden kann, zeigte sich besonders *Gelidium capillaceum* günstig. Diese etwas robuste Alge stellt in ihrer typischen Form ein offenes, in einer Ebene ausgebreitetes Netz dar, welches sich meist senkrecht zum Lichteinfall stellt. Wenn ein *Nitophyllum*-Haken einen Zweig einer solchen Alge ergriffen hat, stehen die aussprossenden Segmente zunächst allerdings mehr oder minder senkrecht zu dem Zweige sowohl wie auch zur Verzweigungsebene des *Gelidium*-Thallus. Abweichungen kommen insofern nicht zu selten vor, als die Rhizinen der Haken, wie früher erwähnt wurde, häufig nicht in der Medianlinie liegen und so eine schiefe Anheftung bewirken. Bald jedoch nimmt der junge Thallus ebenfalls eine senkrechte Stellung zum Licht ein und beginnt auf der Unterlage sich auszubreiten. Auf der Unterseite werden wohl in Folge des Contactes eine grössere Zahl von Rhizinenbündeln gebildet, die eine feste Verbindung mit dem Substrat herstellen.

In der beschriebenen Weise setzt sich das Wachsthum des *Nitophyllum*-Thallus fort, ohne dass zunächst Neubildung von Ranken eintritt[3]). Erst wenn das ganze Substrat von einem

---

1) Nach einigen Beobachtungen scheint sogar ein noch nicht völlig entwickeltes Hakensegment, sobald es eine geeignete Unterlage findet, in eben dieser Form auswachsen zu können, ohne dass ein Haken gebildet wird. Vergl. Fig. 19*b*, Taf. VIII.

2) Es mag hier Erwähnung finden, dass *Nitophyllum uncinatum* dicht an der Oberfläche bis 2 Fuss Tiefe von mir gesammelt wurde. Dasselbe fand sich stets auf anderen Algen, wie *Gelidium capillaceum*, *Sphacelaria scoparia*, *Rhytiphloea pinastroides*, *Corallina*, *Hypnea* etc.

3) Die soeben beschriebene, extreme Wuchsform weicht durch ihre breitlappigen, häufig abgerundeten Segmente, sowie durch die bisweilen ganz dichte Netzaderung derart von der rankentragenden Form ab, dass es schwierig ist, eine scharfe Grenze anderen verwandten Arten gegenüber zu ziehen. So wurde *N. uncinatum* als Varietät früher häufig zu *N. laceratum* gezogen; andererseits wird von gewissen Autoren (Agardh und Ardissone) die Zugehörigkeit von *N. venulosum* zu *N. uncinatum* als sehr wahrscheinlich hingestellt. Ich kann auf diese Fragen nicht weiter eingehen, da mir geeignetes Material nicht zur Verfügung steht. Nur möchte ich in Bezug auf *N. venulosum* bemerken, dass ein Vergleich mit Material, welches ich der Güte des Herrn Prof. Dr. Kny verdanke, mir gezeigt hat, dass diese Alge durch die, die Thätigkeit einer Schcitelzelle in sehr schöner Weise wiedergebende Anordnung der Zellwände in

derartigen Thallus bedeckt ist[1]), beginnen einzelne über den Rand hinausragende Segmente eine schmalere Gestalt anzunehmen und schliesslich in der bekannten Weise zu Hakensegmenten auszuwachsen (vergl. Fig. 13, Taf. VIII). Auch an inneren Partien des Thallus, dessen Segmente sich bei dichtem Wuchs bisweilen übereinander schieben resp. aus der Ebene aufrichten können, kann derselbe Vorgang Platz greifen.

Nicht immer ist unserer Alge Gelegenheit gegeben, sich auf einer Fläche, wie sie der Thallus von *Gelidium* und ähnlichen Algen für gewöhnlich bietet, auszubreiten. Ihr Wachsthum zeigt dann oft recht erhebliche Abweichungen, die unter Anderem einem Einflusse der Substratbeschaffenheit resp. der theilweise hiermit verknüpften Beleuchtungsverhältnisse zuzuschreiben sind. Wie bereits angegeben worden war, tritt *Nitophyllum uncinatum* häufig auch auf anderen Algen wie: *Rhytiphloea pinastroides, Corallina, Bryopsis, Hypnea* etc. auf, Algen, welche meist eine allseitige Verzweigung bei verhältnissmässig lichtem Wuchse aufweisen[2]). Eine Ausbreitung unserer Alge in einer Ebene ist demnach völlig ausgeschlossen, da in Folge der isolirt stehenden, ausserdem sehr schmalen Substratäste die meisten Segmente des *Nitophyllum*-Thallus frei umherflottiren. Unter diesen Umständen können wir nun an dem gesammten Thallus eine schmalere, feiner vertheilte, häufig auch gestrecktere Wuchsform wahrnehmen, die natürlich durch den Einfluss der Beleuchtungsmenge, vielleicht auch anderer Factoren, je nach dem Standort innerhalb gewisser Grenzen modificirt werden kann[3]).

Der Aufbau ist auch hier zunächst di-trichotom angeordnet. Die in typischer Weise zugespitzten Segmente der frei flottirenden Thalluspartien gehen aber sehr bald, meist in grosser Zahl zur Rankenbildung über, und zwar häufig schon nach der ersten dicho-

---

Peri- und Antiklinen charakteristisch von *N. uncinatum* abweicht, ein Unterschied, der noch nicht genügend berücksichtigt worden zu sein scheint. Auch in der Gestalt der Maschen des Adernetzes scheinen einige Differenzen zu bestehen.

1) Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass durch das Ueberwuchern die Substratpflanzen schliesslich geschädigt werden, was sich durch Absterben der Aeste bemerkbar macht. Die frühere Existenz derselben lässt sich durch die theilweise noch vorhandenen Rhizinenbündel am *Nitophyllum*-Thallus direct nachweisen.

2) Auch manche Formen von *Gelidium* gehören hierher, die sich durch ganz lichten, unregelmässig verworrenen Wuchs auszeichnen, z. B. *G. capillaceum* f. *crinita*.

3) In dieser Beziehung ist es interessant, Herbarpflanzen, die von weit von einander entfernten Standorten herrühren, zu vergleichen.

tomen Theilung. Der Thallus ist demnach gewissermassen mit Ranken übersäet[1]), ja dieselben können bisweilen fast allein den Thallus repräsentiren, indem sie sich hier und dort anheften; zunächst in breiter Form aussprossen, dann womöglich nach dem in Fig. 19, Taf. VIII gegebenen Beispiel sofort zur neuen Rankenbildung schreiten u. s. f., der ganzen Pflanze ein wirres, unregelmässiges Aussehen verleihend. Bleibt eine Ranke ohne Substrat, so tritt der in Fig. 14, Taf. VIII abgebildete Wachsthumsmodus ein.

Der auf dem schmalen Substratast entlang kriechende Thallus zeigt ebenfalls eine schmale Form und lässt häufig gar nicht mehr die di-trichotome Anordnung der Segmente hervortreten, da stets nur ein Segment auf dem Substrat Platz hat und dort nach Art einer Hauptachse entlang kriecht. Den besonderen Beleuchtungsverhältnissen, den derselbe durch die mehr oder minder dem Lichte zustrebende Stellung des Substratastes ausgesetzt ist, indem er von directem Lichte wenig oder gar nicht getroffen wird, dürfte es vielleicht zuzuschreiben sein, dass er häufig eine sehr schmale, vergl. Fig. 21, Taf. VIII, in extremen Fällen sogar, wie ich weiter unten noch zeigen werde, eine nicht einmal den Substratast überragende Form annimmt. Ist Gelegenheit zu einer regelmässigen Ausbreitung in einer dem Lichte zugekehrten Ebene gegeben, so können wieder breitere Segmente entstehen, und die Ranken an Zahl mehr zurücktreten.

In Bezug auf die Entstehung und Vertheilung der Ranken am *Nitophyllum*-Thallus können wir aus den besprochenen Fällen den Satz ableiten, dass nur frei flottirende Segmente zu Ranken auswachsen, oder anders ausgedrückt, dass Ranken nur da gebildet werden, wo sich ein Mangel einer geeigneten Unterlage fühlbar macht. Dort, wo sich der Thallus durch Rhizinen befestigen kann, sind die Ranken nicht nöthig, werden auch nicht gebildet.

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, dass die Gestaltung des *Nitophyllum*-Thallus eine gewisse Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Substrates erkennen lässt. Wahrscheinlich wird der sich geltend machende Einfluss des letzteren theilweise nur indirecter Natur sein, indem die gleichzeitig auftretenden Veränderungen in der Beleuchtung jedenfalls eine nicht geringe Rolle spielen. Diese Factoren näher zur analysiren, ist ohne experimentelle Eingriffe nicht möglich und muss einer späteren Unter-

1) Es ist dies die Form, unter der *N. uncinatum* meistens bekannt ist.

suchung vorbehalten bleiben, wie ja überhaupt unsere Kenntnisse über die Beziehungen zwischen Standort und Gestalt des Algenthallus noch so ausserordentlich lückenhaft sind.

Zum Schlusse möchte ich noch eine beim Aussprossen der Ranken auftretende Wachsthumserscheinung kurz besprechen, die ich häufig, jedoch nicht immer, zu beobachten Gelegenheit hatte. Während bei *Hypnea* und *Spyridia* ein Aussprossen der Hakenspitze nach Ergreifen eines Stützpunktes nicht stattfindet, habe ich dasselbe bei *Nitophyllum* unter gewissen Umständen nicht selten wahrnehmen können. Dieses Auswachsen geschieht in der Weise, dass der Endlappen sich an den Substratast anlegt und nun in ganz schmaler Form auf demselben entlang kriecht (vergl. Fig. 19*a*, Taf. VIII). Wie ich hier gleich bemerken möchte, habe ich diese Beobachtungen nur an Pflanzen machen können, die auf Substratpflanzen von lichtem, unregelmässig verzweigtem Wuchse[1]) vorkamen. Dieser Thallus ist häufig so schmal, dass er gar nicht oder nur wenig über den Substratast hervorragt und bei dunklerer Färbung desselben nur sehr schwer zu erkennen ist. Nach den Seiten werden einzelne Segmente abgeschnürt, die meist in mehrere Ranken enden. Indessen können diese Seitensegmente bisweilen fehlen, so dass der Thallus ausschliesslich aus der schmalen Form besteht, Fig. 20, Taf. VIII. Theilt sich der Ast der Substratpflanze, so kann ebenfalls eine Gabelung des *Nitophyllum*-Thallus erfolgen.

Der soeben beschriebene, in seinem Wachsthume so eigenartige *Nitophyllum*-Thallus erinnert in seinem Verhalten theils an gewisse kriechende Thallusäste, wie sie sich bei manchen Algen z. B. Polysiphonien, Ectocarpeen etc. finden, theils an gewisse Ausläufer höherer Pflanzen z. B. der Erdbeere. So sehen wir z. B. auf einem längeren Substratast eine Anzahl scheinbar selbstständiger Individuen von *Nitophyllum* befestigt. Erst bei genauerem Hinsehen erkennen wir, dass dieselben durch einen kaum sichtbaren, schmalen Thallusstreifen miteinander verknüpft sind, dem sie gemeinsam ihren Ursprung verdanken.

Fragen wir uns nach den Bedingungen, unter denen dies eigenartige Wachsthum vor sich gegangen ist, so vermag ich nur einige Andeutungen zu geben. Ich habe den Eindruck gewonnen, dass dasselbe das Product ungünstiger Vegetationsbedingungen, und zwar

1) Z. B. gewisse Formen von *Gelidium* (forma *crinita*), *Hypnea* etc.

schwacher Beleuchtung darstellt. Einmal stammt sämmtliches Material, welches diese Erscheinung in ihrer extremen Form zeigte, von Standorten, welche im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Vorkommen nur sehr geringer, dabei meist streng einseitiger Beleuchtung ausgesetzt war[1]). Dem entsprach die prachtvolle dunkelrothe Färbung des *Nitophyllum*-Thallus. Sodann konnte ich die Beobachtung machen, dass sämmtliche seitlich abzweigenden, frei endenden Segmente stets eine mehr oder weniger senkrechte Stellung zur Achse des Substratastes einnahmen[2]). Da aber der Thallus unserer Alge, bei einseitiger Beleuchtung, wenn irgend möglich, sich senkrecht zu derselben stellt, so muss hieraus geschlossen werden, dass das Licht parallel zur Achse des Substratastes einfiel. Hierbei konnte aber der fest aufsitzende Thallus direct kaum getroffen werden, vielmehr war derselbe nur auf seitlich reflectirtes Licht angewiesen. Man kann sich vorstellen, dass die Quantität desselben, welches schon an und für sich gedämpft war, nur ausserordentlich gering sein musste. Hiermit stimmt ferner überein, dass der schmale Thallus nicht immer eine Seite des Substratastes bevorzugte, sondern unregelmässig, bald spiralig, häufig auch den Ast halb und mehr umfassend auf diesem entlang kroch[3]). Traf er ausserdem auch auf Verzweigungen, welche ihm ermöglichten, eine Stellung parallel der der abstehenden Segmente einzunehmen, so zeigte er die breiteren, regelmässig di-trichotomen Formen, wie wir sie an dem typischen Thallus gewohnt sind.

Es mag noch hervorgehoben werden, dass die soeben beschriebene extreme Wuchsform, die, wie ich bereits früher andeutete, durch Uebergänge mit breiteren Thallusformen verbunden ist (z. B. Fig. 21, Taf. VIII), für die Ausbreitung der Alge nach Art eines Ausläufers gerade unter den beschriebenen Beleuchtungsverhältnissen grössere Bedeutung besitzt. Alle Segmente des aussprossenden Hakens würden nämlich sämmtlich von dem Stützast senkrecht abstehen, ohne in weitere Berührung mit ihm zu kommen. Nur die Hakenspitze macht hierin eine Ausnahme, da sie dicht

---

1) Diese Bedingungen wurden z. B. in einer Felsspalte („Spacca" am Capo di Posilipo) und an einer kleinen, zu einer Villa gehörigen Hafenanlage am Posilip geboten.

2) In entsprechender Weise, wie es auf Fig. 21, Taf. VIII abgebildet ist. Letztere stellt übrigens schon eine etwas breitere Uebergangsform dar.

3) Das dichte Anpressen an das Substrat dürfte mit der durch die undurchsichtige Unterlage bedingten Einseitigkeit des Lichteinfalls in Zusammenhang stehen.

an dem Substrat liegt. Dies ermöglicht eine Ausbreitung in der Richtung der Lichtstrahlen. Da ich Fälle beobachtete, wo die Spitze nur ein kleines Stück ausgewachsen war, ohne indessen die Unterlage berührt zu haben, so vermuthe ich hiernach, dass gewisse Beziehungen zwischen der Berührung und dem Auswachsen bestehen. Sicherlich ist das soeben beschriebene Auswachsen nicht auf die Hakenspitze beschränkt, auch andere Theile des Thallus werden unter denselben Bedingungen in ähnlicher Weise wachsen können. Uebrigens kann man völlig isolirte Thalli derselben Form finden, welche offenbar aus Sporen hervorgegangen sind.

Die in dem Vorstehenden an *Nitophyllum uncinatum* gewonnenen Resultate liessen es wünschenswerth erscheinen, die in so verschiedener Hinsicht interessante Pflanze einer experimentellen Behandlung zu unterwerfen. Leider scheiterten alle von mir angestellten Versuche an der Schwierigkeit, der Pflanze zusagende Lebensbedingungen zu bieten. Dieselben starben stets nach 8—14 Tagen ab, ohne auch nur eine Andeutung von Wachsthum zu zeigen.

Schluss.

In den vorstehenden Untersuchungen haben wir uns auf drei Beispiele rankentragender Algen beschränken müssen. Wenn es auch in Folge der Mängel getrockneten Materials nicht möglich war, auf weitere Vertreter einzugehen, dürfte doch eine Zusammenstellung derselben, soweit sie durch die Angaben anderer Autoren bekannt resp. durch Abbildungen und Herbarmaterial erkennbar waren, einiges Interesse erheischen. Ohne indessen einen Anspruch auf Vollständigkeit zu machen, seien die Folgenden genannt:

Mychodea hamata H. et H.
Sarcomenia delesserioides β cirrhosa.
Rhodophyllis Hypneoides.
Rhabdonia hamata.
„ *charoides.*
Campylephora Hypneoides.
Cystoclonium purpurascens.
Hypnea musciformis.
„ *arborescens.*
Hypnea alopecuroides.
„ *episcopalis.*
„ *Eckloni.*
„ *ramentacea.*
„ *setacea?*
„ *denudata.*
Spyridia aculeata.
„ *Berkeleyana.*
Nitophyllum uncinatum.

Aus dieser Aufzählung ersehen wir, dass sich die rankentragenden Algen auf die verschiedensten Familien vertheilen; alle gehören den Florideen an. Namentlich innerhalb der Gattung *Hypnea*, deren angeführte Arten theilweise allerdings miteinander identisch sein dürften, zeigen sie eine grosse Verbreitung. Soweit ersichtlich, stimmen sie mehr oder weniger mit den Ranken der drei besprochenen Arten überein.

Vergleichen wir die letzteren untereinander, so treten uns, trotz der Verschiedenheit ihres Aufbaues, einige im Princip gleiche Einrichtungen entgegen. So sehen wir den hakentragenden Ast in seiner Verzweigung Abweichungen von dem übrigen Thallus aufweisen, die mit der Function des Hakens in Beziehung stehen. Ferner zeigt der Haken eine Vergrösserung des Querschnittes, Zwecks mechanischer Verstärkung[1]). Schliesslich findet bei fast allen Ranken neben einer Anheftung eine vegetative Vermehrung der Pflanze durch Aussprossen neuer Individuen statt. In Bezug auf die ohne Stützpunkt bleibenden Ranken lassen sich zwei Verhaltungsarten unterscheiden. In dem einen Falle, der für die meisten der angeführten Algen zutrifft, finden besondere Wachsthumsprocesse an den Ranken resp. deren Zweigen nicht mehr statt. Bei anderen dagegen, z. B. *Nitophyllum*, theilweise auch *Mychodea hamata*, werden neue Ranken gebildet, was so lange sich wiederholt, bis endlich ein Stützpunkt gefunden ist.

Wir erkennen hieraus die Fähigkeit dieser Pflanzen auf äussere Reize in verschiedener Weise zweckmässig zu reagiren, indem sie diesen entsprechend Organe zur Ausbildung bringen, deren eigenartige Structur bei dem einfachen Aufbau der betreffenden Algen um so bemerkenswerther erscheint.

---

1) Die eingangs erwähnte Angabe Agardh's (l. c) aus der man entnehmen kann, dass es auch Ranken ohne Haken giebt, ist offenbar irrthümlich.



Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1. *Hypnea musciformis*. Habitusbild einer rankentragenden Alge (nach einem flach ausgebreiteten, lebenden Exemplar gezeichnet).

Fig. 2. *H. musciformis*. Medianer Längsschnitt durch ein Stück des Hakens. Auf der Innenseite ein schwach ausgewachsenes Rhizinenbündel. Vergrössert.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein Haftfaserbündel, welches, auf der Innenseite eines *Hypnea*-Hakens entsprungen, sich an einem von letzterem umschlungenen Algenast befestigt hat. Der dunkel gehaltene Theil der Haftscheibe ist in der Natur roth gefärbt. Vergl. Text, p. 245.

Fig. 4a. *H. musciformis*. Ein zwei Ranken derselben Alge umklammernder Haken, etwas vergrössert. Vergl. Text, p. 246.

Fig. 4b. Medianer Längsschnitt durch denselben Haken, die umrankten Aeste auf dem Querschnitt zeigend. Die Verwachsungsstellen sind durch punktirte Linien angedeutet, vergrössert.

Fig. 5. Ein nach erfolgter Umrankung soeben aussprossender Haken von *Hypnea*.

Fig. 6. Stück eines *Hypnea*-Thallus mit in den Verdunkelungsversuchen mit dem Klinostat entstaudenen Haken, ca. natürl. Grösse.

Fig. 7. *H. musciformis*. In einem Kulturversuch gebildeter Haken mit negativ heliotropisch auswachsender Spitze, etwas vergrössert. Vergl. Text, p. 254.

Fig. 8. *Hypnea musciformis*. An der Spitze verwundeter Haken, das Auswachsen der jungen Zweige zeigend, etwas vergrössert. Vergl. Text, p. 249.

Fig. 9. *H. musciformis*. Aus dem Gewirr der Substratpflanzen herausgelöster Wurzelrankenzweig. Die entsprechend der natürlichen Färbung dunkel gehaltenen Partien befanden sich innerhalb des Substrates. Der Hauptast *a* steigt von unten her aus demselben heraus, biegt sich um und verschwindet wieder im Substrat, theilweise in Ranken endend. Die an der Aussenseite der Umbiegung des Astes entspringenden Seitenzweige wachsen entweder zu aufrechten Thallis aus (*b*) oder kriechen ein Stück an der Oberfläche des Substrates entlang, um schliesslich wieder in letzterem zu verschwinden (*c*). An der Aussenseite der von diesen Aesten beschriebenen Bögen kann sich dasselbe wiederholen. So krümmt sich z. B. der Zweig *d* direct dem Substrat zu.

Fig. 10. *Spyridia aculeata*. Theil eines Rankenastes, von der Bauchseite gesehen, ganz wenig vergrössert.

Fig. 11. *Sp. aculeata*. Haken von der Seite gesehen.

Fig. 12. *Sp. aculeata*. Querschnitt durch den Haken.

Fig. 13. *Nitophyllum uncinatum*. Thallus von breiter Wuchsform auf *Gelidium capillaceum*, am Rande Rankenbildung zeigend, ca. natürl. Grösse.

Fig. 14. *N. uncinatum*. Thallus, sich ausschliesslich aus Ranken aufbauend, natürl. Grösse. Vergl. Text, p. 268.

Fig. 15. *N. uncinatum*. Querschnitt durch den Haken, stärker vergrössert.

Fig. 16. *N. uncinatum*. Flächenansicht des Hakens, stärker vergrössert.

Fig. 17a, 17b. Entwickelungsstadien der Rankensegmente von *N. uncinatum*.

Fig. 18. *N. uncinatum*. Vergl. Text, p. 269.

Fig. 19. *N. uncinatum*. Eine Ranke hat einen *Gelidium*-Zweig erfasst. Die aussprossenden Segmente sind Mangels geeigneter Unterlage zu neuen Ranken ausgewachsen. Bei *a* Auswachsen der Spitze resp. der nächst anstossenden Segmentanlagen in ganz schmaler Form. Vergl. Text, p. 273. Betreffs *b* vergl. Text, p. 272, Anmerkung.

Fig. 20. Stück eines *Nitophyllum*-Thallus von ganz schmaler Wuchsform, ca. natürl. Grösse. Vergl. Text, p. 273.

Fig. 21. *N. uncinatum*. Thallus von einem in der Mitte des Substratzweiges angehefteten Haken ausgehend, die schmale gestreckte Wuchsform der auf dem Substrat angehefteten Thallustheile zeigend, nicht ganz 2 mal vergrössert. Vergl. Text, p. 272 und 274.

Mortierella van Tieghemi nov. sp.

Beitrag zur Physiologie der Pilze.

Von

Hans Bachmann (Luzern).

Mit Tafel IX u. X.

Vorwort.

Bei der Einrichtung des Naturhistorischen Museums in Luzern wurde von der hohen Regierung auch die Installation eines bescheidenen Laboratoriums angeordnet. Dasselbe gestattet dem Conservator der Sammlung, der zugleich die Lehrstelle der Naturgeschichte am Gymnasium, an der Realschule und am Lyceum inne hält, seine Lieblingsstudien zu betreiben. Durch meinen verehrten Lehrer, Professor Dr. G. Klebs in Halle, mit der neu aufstrebenden physiologischen Richtung vertraut geworden, verwendete ich meine freie Zeit, die Physiologie der Protobionten zu verfolgen und durch eigene Experimente mir deren Verständniss anzueignen. Wenn ich im Folgenden das Resultat meiner Beobachtungen zu veröffentlichen wage, so bin ich dessen wohl bewusst, wie weit diese Studien von einem abgeschlossenen Ganzen entfernt sind.

Einleitung.

Die Gattung *Mortierella*, nach Du Mortier benannt, wurde zum ersten Male im Jahre 1863 von Coemans beschrieben (63). Letzterer fand *Mortierella polycephala* und charakterisirte darnach die Gattung wie folgt: „*Mortierella* nov. gen. Mycelium mucorineum, achroum, in variis fungis parasiticum, pro maxima parte

superficiale, effusum. Cellulae fructiferae erectae, ventricosae, brachiato ramosae, polycephalae. Sporangia oligospora, absque columella vel neosporangio, decidua. Sporae mucorineae.“ Coemans fand die *Mortierella polycephala* auf *Polyporus* und *Daedalia* und hielt diesen Pilz für einen Parasiten. Coemans hat keine Reinkulturen angelegt. Im Jahre 1871 beschrieb Harz die *Mortierella echinulata* und *M. crystallina*, welch letztere mit *M. polycephala* identisch zu sein scheint (71). Auch Harz hat von seinen gefundenen Species keine Reinkulturen erzogen. Nachdem von De Bary und Brefeld die hohe Bedeutung der Reinkulturen und namentlich auch der Objectträgerkulturen hervorgehoben wurde, setzte 1873 auch Van Tieghem mit seinen Studien über die Mucorineen ein (73). Er unterwarf auch das Genus *Mortierella* seinen Untersuchungen und bereicherte es im Jahre 1873 mit den neuen Species: *simplex*, *candelabrum* und *reticulata* und fügte in den neuen Untersuchungen von 1875 *strangulata*, *pilulifera*, *tuberosa* und *biramosa* hinzu (75). Im Jahre 1876 veröffentlichte van Tieghem die Beschreibung von *Mort. nigrescens*, *fusispora* und *minutissima* (76). Zugleich gab er eine Eintheilung der Mucorineen in die vier Unterfamilien: Piloboleen, Mucoreen, Mortierelleen und Syncephalideen. Im vierten Hefte seiner Pilzuntersuchungen beschreibt Brefeld im Jahre 1881 *Mortierella Rostafinski*, in welcher Arbeit der Verfasser hauptsächlich der Zygosporenbildung seine Aufmerksamkeit schenkt (81). Costatin beschrieb 1889 *M. Bainieri.* Und so zählt denn die Gattung *Mortierella* in Rabenhorst's Kryptogamenflora vierzehn wohlunterschiedene Arten. Im Jahre 1896 fand ich auf Pferdemist eine neue *Mortierella*-Species, die ich mit Rücksicht der Verdienste Van Tieghem's um die Kenntnisse der Mucorineen als *Mortierella van Tieghemi* benenne. Es ist eine wohl ausgebildete Art, die mir während zwei Jahren das Object zu physiologischen Untersuchungen lieferte.

A. Morphologie.

Schon Coemans ist es aufgefallen, dass die *Mortierella polycephala* ein Mycelium besitzt „pro maxima parte superficiale.“ Auch die mir vorliegende Species entwickelt ein sehr lockeres oberflächliches Mycel, welches einem feinen Spinngewebe gleich die Nährmedien überzieht und überall weisse Flöckchen mit glänzenden

Kügelchen aufweist. Zwischen die Seidenfäden des oberflächlichen Mycels eingestreut, kann man schon mit der schwächsten Lupenvergrösserung kleine Kügelchen wahrnehmen. Die weissen Flöckchen sind Büschel von Sporangienträgern und die eingestreuten Kügelchen die Stylosporen Van Tieghem's oder die Mycelconidien der Kryptogamenflora Rabenhorst's (92). Ich bezeichne sie als Gemmen.

1. Das Mycelium.

Drei Tage nach der Aussaat der Sporen auf einem sterilisirten Pferdemistballen erscheint um die Infectionsstelle herum ein schmaler weisser Mycelring. Dieser kommt dadurch zu Stande, dass die gekeimten Sporenschläuche von der Impfstelle radiär nach auswärts wachsen und mit ihrem Längenwachsthum sich immer reichlicher verzweigen. Ist die Verzweigung soweit gediehen, dass die Mycelfäden durcheinander wachsen und eine dichte Schicht erzeugen, so ist das Mycel mit blossem Auge wahrnehmbar. Das Mycel ist wie dasjenige aller Mucorineen einzellig und sehr reichlich verzweigt. Im Alter treten eine Menge von Querwänden auf, sowie der protoplasmatische Inhalt für die Fortpflanzungsorgane verwendet zu werden beginnt. Der Durchmesser der Hyphen beträgt 3—4 μ. Feine Aeste und Zweige werden in das Nährsubstrat eingesenkt. Man kann diese Hyphen als Nährmycel bezeichnen. Dasselbe besitzt eine dünne Zellmembran und zeichnet sich durch eine reichliche monopodiale Verzweigung aus. Wie die Wurzelhaare der höhern Pflanzen, so senken sich diese Nährhyphen in das Substrat ein, um daraus die Baustoffe aufzunehmen. Diese Hyphen sind an den Enden stets fein zugespitzt, also gerade so ausgebildet wie die Mycelfäden von *Thamnidium elegans*, wenn es auf stickstoffreichen Medien gezogen wird oder so, wie es Klebs als Peptonmycel für *Mucor racemosus* beschreibt (96). In tiefe Schichten des Nährbodens vermag das Mycel nicht zu dringen. In einzelnen Fällen beobachtete ich ein Eindringen von nur wenigen Hyphen bis zu einer Tiefe von 1 bis 2 cm, während der grösste Theil des Nährmycels sich in dem obern halben cm ausbildet. Sobald die Fortpflanzungsorgane entwickelt sind, da wird auf Pferdemist wenig Mycel mehr erzeugt. Diese Erscheinung mag die Ursache gewesen sein, warum Coemans die *Mortierella* für mycellos gehalten hat. Ausser dem Nährmycel hat schon Van Tieghem

cine zweite Mycelpartie als Stolonen unterschieden. Dieses sind lange Fäden, die, wie von einem mikroskopischen Spinnchen gesponnen, übbr die Nährobertläche gespannt sind. Mehrere hundert Mikromillimeter weit tragen sie keine Seitenzweige, sondern wachsen mit ihrem stumpfen Vegetationspunkte immer weiter und überbrücken oft Lücken und Vertiefungen des Substrates. Fig. 1—3, Taf. IX. Vermöge ihres hohen Turgors und auch ihrer festern Membranbeschaffenheit sind sie geeignet als wirkliche Lufthyphen von dem Substrate weg in die Luft hinaus zu wachsen. Schon bei ihrer Entstehung an dem Nährmycel erkennt man sie sehr leicht. Auf der dem Substrate aufliegenden Hyphe entstehen au der der Luft zugewandten Seite eine Menge stumpfer Höckerchen, welche zu den genannten Lufthyphen auswachsen. Wie schon angedeutet, nähern sie sich in ihrem Charakter eher dem Zuckertypus des *Mucor*-Mycels (Klebs). Die Lufthyphen verzweigen sich dichotom und zwar oft kurz nach einander zwei-, dreimal, so dass eine Verzweigungsform scheinbar nach dem monopodialen Typus entsteht. An einzelnen Stellen, wo die Lufthyphen mit dem Substrate in Berührung kommen, treiben sie reich verzweigte Seitenäste wieder nach dem Typus des Nährmycels, welche aber auch als Haftmycel dienen Fig. 1a und 3a, Taf. IX. Dadurch werden die Lufthyphen so straff angespannt, dass beim Loslösen der Mycelien durch die Präparirnadel die elastischen Hyphen sich sehr stark zusammenziehen und die so hübsche spinngewebeartige Structur in ein fast unentwirrbares Mycelklümpchen einschrumpft. An den Verzweigungsstellen, wo eine gespannte Lufthyphe gleichsam in zwei gespannte Taue übergeht, ist die Membran nicht selten stärker verdickt; auch ist an dieser Stelle der Durchmesser der Lufthyphe grösser. Wahrscheinlich ist diese Erscheinung eine Folge der Spannungsverhältnisse der straff gespannten Fäden Fig. 2, Taf. IX. Die Lufthyphen dienen den Nährstoffen als Leitungsbahnen. Das beweisen sämmtliche Kulturen mit günstigen Nährmedien, wo das üppigste Mycel nicht auf der Oberfläche des Nährbodens sondern in einiger Entfernung an der Glaswand auftritt.

Eine scharfe Unterscheidung in Nährmycel und Luftmycel kann nicht durchgeführt werden. Eine und dieselbe Hyphe wird sich eben unter gewissen Umständen zur Nährhyphe entwickeln, unter andern Umständen den Charakter der Lufthyphe annehmen und nachher wieder zum Haftmycel sich ausbilden. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung die Kulturen mit flüssigen Nährmedien. Sie beweisen, dass

die verschiedene Ausbildung des Mycels nur der Ausdruck verschiedener physiologischer Bedingungen ist. — Der Inhalt der Hyphen ist in der Jugend ein dichtes, körniges Protoplasma. An den Vegetationspunkten ist der Inhalt homogener, durchsichtiger, da ja hier die Baustoffe der wachsenden Hyphe in gelöstem Zustande zur Verfügung stehen müssen. Die jugendlichen Mycelfäden zerreissen bei der Präparation sehr leicht; dann wird das Protoplasma in grossen Ballen herausgestossen.

Allgemein wird vom Knoblauchgeruch der *Mortierella*-Arten gesprochen. Van Tieghen fand den stärksten Knoblauchgeruch bei *Morticrella candelabrum*. Auch bei den üppigsten Kulturen dieser Species konnte ich genannten Geruch nicht nachweisen. Dagegen besitzen die Kulturen von *M. van Thieghemi* einen ausgesprochenen Uringeruch. Dieser Geruch könnte aber auch auf Rechnung von Bakterien zu schreiben sein, die nie vollständig fern zu halten sind. Doch scheint mir der Geruch für *M. van Thieghemi* charakteristisch zu sein und seine Ursache vielleicht in ätherischen Oelen der Fortpflanzungsorgane zu haben.

Die Farbe der Mycelvegetation ist ein reines Schneeweiss, welches sich so lange erhält, bis die Hyphen abgestorben und zusammengeschrumpft sind.

Interessant ist auch die Anastomosenbildung der Lufthyphen. Schon in den ersten Vegetationstagen, wenn noch keine Stielgemmen entwickelt sind, treiben die Lufthyphen kurze, dicke Seitenzweige. (Fig. 4, Taf. IX.) Wenn zwei Lufthyphen einander nahe sind, so berühren sich diese Zweige mit ihrem stumpfen Vegetationspunkte, drücken sich platt aneinander. Dann wird die Querwand zwischen den beiden Verbindungszweigen aufgelöst. Fig. 5, 6 und 7, Taf. IX.

Es ist nicht der Contactreiz, welcher die Entstehung dieser Anastomosenzweige veranlasst. Durch diese Anastomosen kommt eine sehr weitgehende Communication des gesammten Luftmycels zu Stande, was für die Circulation der Nährstoffe von grosser Bedeutung ist. Erreicht der Anastomosenzweig keinen zweiten, mit dem er sich verbinden kann, so wächst er zu einem fein verzweigten Nährmycel heran.

2. Die Fortpflanzungsorgane.

Van Tieghem unterscheidet folgende Fortpflanzungsorgane der *Mortierella*: 1. eigentliche Sporen, 2. „des chlamydospores aëriennes, pédicellées, à membrane épaisse et échinée, que pour abréger je nommerai stylospores,“ 3. Chlamydosporen. Ich bezeichne im Folgenden diese Bildungen als Sporen, Stielgemmen und Gemmen und komme bei deren Besprechung auf die Nomenclatur zurück. Zygosporen wurden bei *Mortierella van Tieghemi* keine gefunden.

a) Die Sporangienbildung.

Unter günstigen Bedingungen entstehen die Sporangienträger schon nach 2—3 Tagen und zwar am Luftmycel. Ist der Nährboden Pferdemist, so sind hervorragende Strohhälmchen oder Mistpartikelchen die Stellen, wo die Sporangienträger mit Vorliebe entstehen. Am stärksten ist die Sporangienträgerbildung an dem Luftmycel, welches die Glaswand und häufig auch den Glasdeckel überzieht. Die Entwickelung der Sporangienträger findet auf folgende Weise statt: An einer beliebigen Stelle der Lufthyphe entsteht ein stumpf endender, kurzer Seitenzweig, der gewöhnlich nach kurzem Wachsthum sich gabelt. (Fig. 8, 9, Taf. IX.) Diese Gabeläste bleiben kurz und können ähnliche, aber auch wieder kurze keulenartige Seitenäste hervorbringen. Nur in seltenen Fällen bleibt der Seitenzweig unverzweigt. Dieser Seitenzweig schwillt dann, nachdem er eine unbedeutende Länge erreicht hat, entweder auf seiner ganzen Länge, oder, was oft geschieht, an seinem Grunde oder in der Mitte an. Dichtes Protoplasma sammelt sich dann in diesem Seitenzweige. Auf der einen Seite dieses Astes wölbt sich ein kugeliger Vegetationspunkt hervor; das Protoplasma strömt diesem Vegetationspunkte zu, welcher zum Sporangienträger heranwächst, Fig. 10, 11, 12*v*, Taf. IX. War der Seitenzweig ein kurzer Gabelast, dann entsteht die kugelige Anschwellung und die Ansammlung des Protoplasmas vor der Gabelung. Auch da wächst ein seitlicher Vegetationspunkt zum Sporangienträger heran. In den meisten Fällen entsteht aus einer Lufthyphe weder ein einfacher, noch ein einfach gegabelter Seitenzweig, sondern ein so stark verästelter Zweig, dass er mit einem knorrigen, vielzinkigen Geweih grosse Aehnlichkeit besitzt, Fig. 13, Taf. IX. Aus diesem vielästigen Gabelsysteme gehen dann bis 20 und noch

mehr Sporangienträger hervor, und zwar ebenfalls durch seitliche Vegetationspunkte. Da eine Menge von Gabelästen auf diese Weise die Ursprungsstelle der Sporangienträger umgeben, so entsteht dadurch der Eindruck, als ob die Sporangienträger an ihrem Grunde ein Haftmycel gebildet hätten, obschon dies bloss die steril gebliebenen Gabeläste sind, Fig. 14, Taf. IX. Oft kommt es aber vor, dass ein Gabelast mit seinem Vegetationspunkte direct zum Sporangienträger auswächst, oder dass beide Gabeläste sich zu Sporangienträgern ausbilden, dass also nicht seitliche Vegetationspunkte die Sporangienträger erzeugen. Es ist also ein einziger, freilich sehr stark verzweigter Seitenzweig einer Lufthyphe, welcher ein ganzes Büschel von Sporangienträgern hervorbringt. In unmittelbarer Nähe entsteht oft ein zweiter, dritter etc. ähnlich gegabelter Seitenzweig, und so entstehen die hübschen, weissen Flöckchen, welche über das Luftmycel hingestreut sind. Verfolgen wir die Entwickelung eines einzigen Sporangienträgers von dem seitlichen Vegetationspunkte an: Dieser wächst zunächst zu einem keulenförmigen Organe heran, dessen grösster Durchmesser zwischen 10 und 17 μ schwankt. Dieser keulenförmige Sporangienträger ist mit dichtem Protoplasma angefüllt und von dem Tragfaden meistens durch eine Querwand abgegrenzt. Am Vegetationspunkte erscheint das Protoplasma farblos und stark lichtbrechend, während das übrige körnig und von grauer Farbe ist. Dieser Unterschied ist auch da wieder darauf zurückzuführen, dass in der Nähe des Vegetationspunktes sich die Metamorphose der Baustoffe zu den neuen Bestandtheilen der Zelle abspielt.

Endlich streckt sich der Sporangienträger in die Länge, nimmt aber bis zur definitiven Grösse stets an Durchmesser ab, so dass das spitze Ende des ausgewachsenen Sporangienträgers $3\frac{1}{2}$—5 μ dick ist. Die Länge des Sporangienträgers schwankt zwischen 200 und 450 μ. Nach dem Längenwachsthum schwillt das farblose Ende des Sporangienträgers kugelig an, Fig. (14), 15, Taf. IX. Aus dieser kugeligen Anschwellung entwickelt sich das Sporangium, welches durch eine flache Querwand, also ohne Columella von dem Träger abgegrenzt wird, Fig. 17, Taf. IX. Während bei den meisten Mucorineen die Sporangienbildung schon beginnt, bevor der Träger seine definitive Grösse erreicht hat, geht bei dieser *Mortierella*-Species das Längenwachsthum des Sporangienträgers selbst der Anlage des Sporangiums vorauf. Bevor dieses erste Sporangium, das ich als Endsporangium bezeichne,

fertig gebildet ist, entstehen im obersten Fünftel die Seitenzweige. Die Entstehungsfolge ist akropetal; doch kann sie auch akrofugal ausfallen. Es können die Seitenzweige, welche eine Länge von 17—68 μ erreichen, entweder auf der nämlichen Seite oder allseitig entstehen. Die grösste beobachtete Zahl der Seitenzweige betrug 15; die gewöhnliche Zahl ist 4—7. An ihrem Grunde sind die Zweige schwach eingeschnürt, jedoch nicht durch eine Querwand abgegrenzt. Oft gelingt es einem seitlichen Vegetationspunkte nicht, zu einem Seitenzweige auszuwachsen; in diesem Falle beobachtet man dann gegenüber von normalen Zweigen kleine Höcker. Fig. 1—17, Taf. X. Jeder Seitenzweig erzeugt, nachdem er seine definitive Länge erreicht hat, ein Sporangium. Daraufhin entstehen nicht an allen, aber an vielen Seitenzweigen Zweige zweiter, an letzteren Zweige dritter Ordnung. Es kommen sogar Zweige vierter Ordnung vor. Diese Seitenzweige 2. bis 4. Ordnung entstehen immer am unteren Drittel des Zweiges 1. bis 3. Ordnung. Auch diese Zweige bilden, bevor sie einen eigenen Seitenzweig erzeugen, zuerst das Sporangium. Die Verzweigungsform ist eine sympodiale. Oft bringen es einzelne Seitenzweige in der Sporangienbildung nicht weiter als bis zur Anlage; ja sogar das Endsporangium bleibt bei der Anlage stehen, während die seitlichen Sporangien normal ausgebildet werden.

Die Sporangienträger sind in ihrem Jugendstadium von dichtem Protoplasma angefüllt. Die kleinen Krystallkörper, welche Van Tieghem im Protoplasma vieler Mucorineen fand und unter dem Namen „Mucorine" beschrieb, konnte ich bei *Mortierella* nicht nachweisen. Wie die Sporangienträger grösser wurden, traten in dem immerhin noch dichten Protoplasma zahlreiche kleine Vacuolen auf, welche allmählich grösser wurden. Das Protoplasma besass in diesem Falle eine deutliche Wabenstructur, Fig. 16, Taf. IX. Matruchot fand bei einer *Mortierella*-Art das Protoplasma aus einem hyalinen, den Farbstoffen unzugänglichen Theile und aus einem Strangplasma bestehend, welches sich stark färbte (96). An diesen Strängen beobachtete er Plasmaströmung. Auch ich konnte die Plasmaströmung deutlich wahrnehmen. Dass das Protoplasma an den Vegetationspunkten eine andere Structur besitzt, als im übrigen Theile des Sporangienträgers, darauf habe ich vorhin schon hingewiesen. In den meisten Fällen wandert das Protoplasma in den Sporangienträger von der Basis gegen die Spitzen und die sich bildenden Sporangien. Der Tragfaden des Mycels

und die basale Partie werden vom Protoplasma ganz verlassen. Wie sich das Plasma zurückzieht, da erzeugt es stets an seiner hinteren, zurückweichenden Seite Querwände. So werden in vielen Sporangienträgern an der Basis bis zu 5 oder 6 Querwände gebildet. Sämmtliches Protoplasma wird zur Sporenbildung verwendet. Ist letztere vollendet, dann sind die Sporangienträger vollständig protoplasmaleer.

Van Tieghem macht darauf aufmerksam, dass die Sporangienträgermembran im Alter stark cuticularisirt sei, so dass die Sporangienträger noch aufrecht stehen, wenn sie schon längst protoplasmaleer seien. Auch macht er mit dem Dichroismus bei reflectirtem und durchfallendem Lichte bekannt. Im Jahre 1894 veröffentlichte Winterstein (94) sehr wichtige Untersuchungen über die Pilzmembranen, worin er zum Schlusse kam, dass die bisher als Pilzcellulose betrachtete Membransubstanz beträchtliche Mengen gebundenen Stickstoff enthalte. Später kam derselbe Verfasser (95) zu dem überraschenden Resultate, die Membran der Pilze schliesse einen mit Chitin identischen oder demselben doch sehr nahestehenden Körper ein. Van Wisselingh (98) nahm die Studien über Pilzmembranen wieder auf und kommt zu dem Schlusse, dass bei den Zygomyceten und den höheren Pilzen die Zellwand aus Chitin bestehe. Das Chitin werde durch Erwärmen bis auf 180° in Mykosin übergeführt, welches mit Jodjodkali und verdünnter Schwefelsäure sich violettroth färbe und in verdünnter ($2\frac{1}{2}$%) Salzsäure gelöst werde. Die erste Reaction, die Rothfärbung, tritt bei *Mortierella van Tieghemi* schon ohne Behandlung mit Kalilauge in schönster Weise ein. Diese Färbung beobachtet man am besten bei den Sporangienträgern, schwächer dagegen bei den Hyphen. Der Basalkragen des Sporangiums, d. h. der nach dem Zerfliessen der Sporangienmembran übrig bleibende Theil, färbt sich fast gar nicht. Kupferoxydammoniak löst die Zellwand nicht auf. Bei Behandlung mit Eau de Javelle wird die Mycelmembran zum grossen Theil aufgelöst, während die Membran der Sporangienträger fast unversehrt bleibt. Daraus geht hervor, dass die Mycelmembran von der Zellwand der Sporangienträger verschieden ist, dass das Chitin in der Membran der Sporangienträger stärker ausgebildet ist, als bei den Mycelfäden. Zu Folge der starken Chitinisirung der Membran erhalten die Sporangienträger ihre steife, aufrechte Stellung. Sind die Sporangienträger alt geworden, dann färben sie sich oft gelblich.

Ueber die Sporenbildung der Gattung *Mortierella* giebt uns Van Tieghem (75) Aufschluss: Das granulirte Plasma theilt sich in polyedrische Partien, welche zu Sporen werden. Dann bildet sich ein homogenes, glänzendes Plasma, welches die Sporen umschliesst. Es ist das „protoplasma intersporaire". „Bientôt les petites portions de protoplasma sporaire arrondissent leurs angles, prennent leur forme définitive, sécrètent une membrane de cellulose, et faisant plus tard disparaître leurs granules, acquièrent en définitive cette homogénité et cette réfrigence speciale qui caractérisent les spores de la plupart de Mucorinées. Le protoplasma intersporaire se répartit en même temps de manière en occuper toujours tous les espaces laissés entre les spores et à former entre la membrane du sporange et les spores périphériques, une couche plus ou moins mince". Van Tieghem weist darauf hin, dass zwischen Zelltheilung und freier Zellbildung kein so grosser Unterschied vorhanden sei. Léger (96) nimmt das Studium der Sporenbildung wieder auf, und zwar bei *Mort. candelabrum.* Im Allgemeinen bestätigt er die Beobachtungen Van Tieghem's, fügt aber wichtige Beobachtungen über das Verhalten der Zellkerne hinzu. Auch Léger findet eine Theilung des Plasmas in polyedrische Partien. Sehr bald bilden sich eine Menge glänzender Körper, die Léger als globule graisseux bezeichnet, und zwar „formé par la réunion d'un grand nombre de particules de même nature qui donne au protoplasma lui même sa réfrigence speciale". Um diese Fettkörper herum liegen dann je 3—6 Zellkerne, so dass die fertig gebildeten Sporen mehrkernig und mit je einem Fettkörper ausgerüstet sind. Oft können diese Fettkörper fehlen. Wie die polyedrischen Protoplasmapartien gebildet werden und welche Rolle dabei die Zellkerne spielen, darüber giebt uns der Verfasser keinen Aufschluss. Ueber die Mucorineen im Allgemeinen sagt er: „Les noyaux jouent un rôle tres important dans la formation des spores. Le protoplasma sporaire, dans le sporange au moment de la formation des polyèdres, est rempli de noyaux. Les polyèdres sporaires en contiennent un nombre variable dans la même espèce. Les spores, dans une espèce déterminée, montrent toujours un même nombre de noyaux que les polyèdres dont elles sont issues". Im Allgemeinen schliesst Léger sich der Ansicht Van Tieghem's über die Sporenbildung an. Aehnliche Beobachtungen machte Büsgen über die Sporenbildung bei *Mucor Mucedo* (82). Er sagt: „Nachdem das junge Sporangium sich mehr oder weniger

mit Protoplasma gefüllt und vom übrigen Faden in der bekannten Weise abgegrenzt hat, tritt eine netzförmige Sonderung durch Körnerplatten ein, welche den hier ziemlich gleichmässig körnigen Inhalt in mehrere grosse Felder theilen. Diese werden ebenso weiter gespalten, bis die Stücke die Grösse der späteren Sporen erreicht haben. Auf einem weiteren Stadium sind die Portionen durch ziemlich breite, hyaline Streifen getrennt, ohne selbst schon scharfe begrenzte Umrisse zu besitzen".

Wie schon vorhin bemerkt, beginnt die Sporangienbildung erst dann, wenn der Sporangienträger seine definitive Grösse erreicht hat. In diesem Falle schwillt das farblose Ende kugelig an, Fig. (14), 15, Taf. IX. Der Plasmainhalt dieser Anschwellung ist vorerst ebenfalls farblos, und zwar bis das junge Sporangium etwa den doppelten Durchmesser des Trägers erreicht hat (10—12 μ). Wie diese Sporangiumanlage an Umfang zunimmt, so wird auch deren Inhalt körniger und undurchsichtiger. Schon sehr früh sieht man in diesem Plasma scharfe Linien auftreten, welche den Sporangieninhalt in polyedrische Partien theilen. Es muss also das Sporangium nicht ausgewachsen sein, bevor die Sonderung des Plasmas in die polyedrischen Partien eintritt. Tritt diese Scheidung des Protoplasmas auf einmal oder nach und nach ein, und ist diese Scheidung eine durchgehende, eine Zelltheilung? Der Umstand, dass die jungen Sporangien, welche noch im regsten Wachsthum begriffen sind, die polyedrischen Protoplasmapartien besitzen, beweist, dass die Theilung des Protoplasmas nicht auf einmal, sondern nach und nach stattfindet. Freilich ist die Sonderung des Protoplasmas nicht sofort eine durchgehende Zelltheilung. Fügen wir z. B. einem jungen Sporangium, bei welchem wir eine oberflächliche Felderung in 8 polyedrische Plasmapartien beobachten, stark plasmolysirende Substanzen hinzu, so contrahirt sich nicht jedes polyedrisches Stück für sich, sondern der gesammte Protoplasmainhalt schrumpft in toto zusammen, ohne dass die netzartige Zeichnung verloren ginge. Es mag hier noch bemerkt werden, dass es für junge Sporangien sehr stark wasserentziehender Substanzen bedarf, um das Protoplasma zum Schrumpfen zu bringen. Es wäre äusserst interessant, die Natur der erwähnten Trennungslinien der Plasmapolyeder zu erkennen. Es wurde den jungen Sporangien Kalilauge, Salpetersäure, Kupferoxydammoniak zugefügt. Aber durch keine dieser Flüssigkeiten konnten die Plasmapolyeder von einander getrennt werden. Kupferoxydammoniak

hatte hier und da die Wirkung, dass die Trennung in polyedrische Felder verwischt wurde. Chlorzinkjodlösung brachte aber keine Violettfärbung hervor. Schon diese jungen Sporangien besitzen in ihrem Plasma eine beträchtliche osmotische Kraft; diese ist aber auch besonders dem Plasma des Sporangiumträgers eigenthümlich. Sehr häufig kommt es nämlich vor, dass die Sporangienmembran reisst und der gesammte Plasmainhalt ausgestossen wird. Dabei kann man beobachten, dass der ausgestossene Protoplasmainhalt des jungen Sporangiums nicht in die polyedrischen Partien zerfällt, welche im intacten Zustande beobachtet werden konnten. Schon etwas weiter vorgeschritten ist die Sonderung des Plasmas, wenn das Sporangium älter geworden ist. Die polyedrische Felderung ist viel schärfer ausgebildet. Mit Vortheil lassen sich jetzt Färbungen zum Studium verwenden. Die besten Resultate erhielt ich, wenn ich dem Sporangium, das in einem Wassertropfen unter dem Deckglase untersucht wurde, einen Tropfen Gentianviolett zusetzte. In diesem Falle färbten sich die Trennungslinien der Plasmapolyeder von den Ecken der Polyeder beginnend, Fig. 21, Taf. IX., tief violett, so dass nach wenigen Secunden das Sporangium eine prächtige netzförmige Zeichnung zeigte, Fig. 19 und 20, Taf. IX. Nach einiger Zeit ging die Färbung auch auf das übrige Protoplasma über. Auch Jodjodkalium zeigte in seiner ersten Einwirkung ein hübsches Hervortreten dieser Polyeder. Bei älteren Sporangien erfolgte sehr leicht ein Zerreissen der Membran, und dann lösten sich die Plasmapolyeder von einander ab. Jeder polyedrische Körper contrahirte sich, rundete sich ab und umgab sich mit einer dünnen Membran. Wird einem solchen älteren Sporangium, welches die polyedrische Felderung noch im schönsten Bilde zeigt, Alkohol zugefügt, so verschwinden die Trennungslinien; die Polyeder contrahiren sich und runden sich zu Sporen ab. Nach meinen Beobachtungen stelle ich mir die Sporenbildung bei der vorliegenden *Mortierella*-Species folgendermassen vor: Sobald die Sporangiumanlage eine bestimmte Grösse erreicht und das Protoplasma eine körnige Structur erlangt hat, tritt auf seiner, der Sporangienwand zugekehrten Seite eine Differenzirung in der Weise ein, dass von einem Punkte aus in verschiedener gerader Richtung sehr schmale Streifen eines eigenthümlich organisirten Plasmas herausgebildet werden. Die Streifen treffen zusammen und erzeugen eine anfänglich oberflächliche polyedrische Felderung, welche nach und nach in die Tiefe greift und so eine Trennung

von polyedrischen Plasmapartien hervorbringt. Die vollständige Trennung tritt erst ein, wenn das Sporangium ausgewachsen ist. Was das in Streifen herausdifferenzirte Protoplasma anbetrifft, so zeichnet es sich durch seine grössere osmotische Kraft aus, woraus das rasche Färben mit wässeriger Gentianviolettlösung zu erklären ist. Auch das Verhalten gegen Alkohol bestätigt diese Annahme. Der Alkohol wird dieser Plasmasubstanz das Wasser rasch entziehen; letztere aber das verlorene Wasser den benachbarten Plasmapartien zu entnehmen suchen, wodurch diese zur Contraction und zur Abrundung gezwungen werden. Häufig ist in jeder polyedrischen Protoplasmapartie ein glänzender, kugeliger Körper enthalten, der „globule graisseux" Légers. Auch bei *Mortierella van Tieghemi* kann man beobachten, dass dieser glänzende Körper, einer Morula ähnlich, aus einer Menge kleiner Kügelchen zusammengesetzt ist. Fig. 18*a*, Taf. X. Immer treten diese stark lichtbrechenden Körper nur in gereiften Sporangien auf. Osmiumsäure färbt sie dunkel. Sie sind also entweder Fettkörper oder flüchtige Oele. In Chloroform und Alkohol werden sie theilweise gelöst, was darauf schliessen lässt, dass sie nicht einfache Fettkörper sind, sondern wahrscheinlich Fettkörper mit flüchtigen Oelen. Ob nicht diese Körper die Ursache des eigenthümlichen Geruches dieses Pilzes darstellen?

Sobald die Sporangien älter geworden sind, contrahiren die Protoplasmapolyder sich zu rundlichen Sporen. Zwischen denselben befindet sich eine durchsichtige, farblose Zwischensubstanz, die vorhin erwähnte herausdifferenzirte Plasmasubstanz. Inzwischen ist auch die Sporangienwand sehr stark verändert worden. Die Sporangienmembran ist im jugendlichen Zustande farblos, von geringer Dicke, aber bedeutender Festigkeit und ohne Kalkincrustationen. Durch Schwefelsäure zum Aufquellen gebracht, zeigt sie eine deutliche Schichtung in ein Exosporangium und ein Endosporangium, Fig. 17, Taf. IX. Wie das Sporangium der Reife entgegengeht, so verliert die Membran an Festigkeit, sie lehnt sich so stark an die Sporen an, dass sie kaum mehr beobachtet werden kann. Ein Hauch von Wasserdampf genügt, um sie ganz zerfliessen zu lassen. Dann fahren auch die Sporen auseinander, wenn sie mit Wasser in Berührung kommen. Die wasseranziehende Kraft der Sporangienmembran und des Zwischenprotoplasmas ist so gross, dass die Sporangien aus der feuchten Luft des Kulturgefässes so viel Wasser anziehen, dass ihr Durchmesser

verdreifacht wird. Die Grösse der Sporangien schwankt zwischen 32 und 70 μ Durchmesser. Die häufigsten abgelesenen Zahlen des Sporangiendurchmessers sind 37, 44 und 50 μ. Ein angeschwollenes Sporangium kann bis auf 150 μ Durchmesser halten. Die Sporenzahl beträgt 2—50 und der Durchmesser der Sporen misst 5—12 μ. Die gewöhnlichsten Sporen besitzen einen Durchmesser von 6—10 μ. Wenn das Sporangium in einen Tropfen Wasser gebracht wird, so zerfliesst die Sporangienmembran, die Sporen vertheilen sich in der Flüssigkeit. An der Spitze des Sporangienträgers bleibt ein kleiner Fetzen der Sporangienmembran zurück, der Basalkragen. Auch wird man häufig constatiren können, dass die Querwand, welche das Sporangium vom Träger abgrenzte, nicht vollständig flach, sondern häufig zu einer Miniaturcolumella vorgewölbt ist, Fig. 35, Taf. X.

Die Sporen, Fig. 18, 19, Taf. X, sind kugelig, oval, eiförmig oder unregelmässig in die Länge gestreckt. Die Membran ist nicht sehr dick und lässt keine Trennung in Endospor und Exospor unterscheiden. Ihr Protoplasmainhalt ist sehr dicht, farblos und stark glänzend. Es ist nur wenig Zellsaft vorhanden, sodass auch bei starker Plasmolyse das Protoplasma nur wenig zusammenschrumpft. Von dem stark lichtbrechenden, kugeligen Inhaltskörper habe ich schon gesprochen. Doppelbrechung besitzen die Sporen nicht. Auch konnte in diesen Sporen kein Glykogen nachgewiesen werden, welche Substanz in den Pilzsporen sonst so verbreitet ist. Unter den Sporen der *Mortierella van Tieghemi* trifft man sehr häufig solche von drei- bis vierfachem Durchmesser und von unregelmässiger, halbmondförmiger Gestalt, Fig. 19, Taf. X. Man kann sich diese Riesensporen dadurch entstanden denken, dass bei diesen Protoplasmapartien die weitere Zerklüftung mit zunehmendem Sporangium unterblieben ist. So habe ich solche Riesensporen getroffen, welche Andeutungen von beginnender Plasmatheilung zeigten, ohne dass letztere weiter, d. h. zum Abschlusse fortgeschritten wäre.

b) Die Gemmenbildung.

Van Tieghem beobachtete zuerst die charakteristische Gemmenbildung der Mortierelleen und fand dieselbe von doppelter Art. Die einen entstehen innerhalb der Mycelfäden, und diese nennt Van Tieghem Chlamydosporen. Die anderen werden an

dünnen Zweigen, meistens am Luftmycel gebildet, und diese nannte er Stylosporen. Jedem, der die Literatur über die Pilze nur einigermassen kennt, fällt die Unmenge von Benennungen eines und desselben Organes und die gleiche Benennung ganz verschiedener Organe auf. Es muss einmal eine Revision in der Nomenclatur der Mycologie geben, wenn man dem Anfänger das Studium erleichtern will. Nach meiner Ansicht ist es nicht gleichgültig, was man als „Sporen", „Conidien" und „Gemmen" bezeichnet, sondern diese Bezeichnung sollte man auf Organe von ganz bestimmtem physiologischem Charakter anwenden. So verstehe ich unter Spore stets eine auf endogenem Wege erzeugte Fortpflanzungszelle und unter Conidie eine exogen abgeschnürte Fortpflanzungszelle, welche an Lufthyphen entsteht. Unter diesen Voraussetzungen muss man die Bezeichnung „Stylosporen", „Chlamydosporen" so gut von sich weisen, als den Ausdruck „Mycelconidien", der in Rabenhorst's Kryptogamenflora für die nämlichen Organe angewendet wird. Wenn das Protoplasma innerhalb des Nährmycels oder in Lufthyphen sich zu dichten Ballen ansammelt, sich durch eine dicke Membran von dem übrigen Mycel abgrenzt und durch Zerstörung der leer gewordenen Mycelfäden die Fortpflanzung des Pilzes übernehmen kann, so bezeichnet man diese Gebilde als Gemmen. Brefeld kam in seinen Untersuchungen des *Mucor racemosus* dazu, die Gemmen als verkümmerte Fruchtträger-Anlagen zu bezeichnen. Diese Anlagen seien nicht zur Ausbildung gekommen und haben den Charakter einer Spore angenommen. Unter dieser Voraussetzung wäre der Ausdruck „Chlamydospore" am Platze. Nun stellt aber Klebs (96) durch seine Untersuchungen fest, dass die Gemmen unter ganz anderen und besonderen Bedingungen entstehen und daher als eigentliche Fortpflanzungsorgane aufgefasst werden müssten. Schon bei *Thamnidium elegans* habe ich nachgewiesen, dass die Gemmenbildung unter ganz bestimmten Bedingungen eintrete und auch bei *Mortierella van Tieghemi* ergaben meine Untersuchungen das nämliche Resultat. Unter ganz bestimmten Bedingungen sammelt sich dichtes Protoplasma an bestimmten Stellen des Mycels an, wird durch eine dicke Membran umgeben und ist von diesem Membranschutze gesichert fähig, äusserst ungünstige Verhältnisse zu überdauern. Die Gemmen sind nicht nur Gebilde, welche durch ganz andere physiologische Ursachen gebildet werden als die Sporangienträger, sondern ihr

Bildungsprocess ist ein ganz eigenartiger und von demjenigen der Sporangienanlagen verschieden. Es sind eigentliche Fortpflanzungsorgane und daher auch mit einer eigenen Benennung auszuzeichnen. Der Ausdruck „Spore“ soll vermieden werden und der schon längst übliche Name „Gemme“ beibehalten werden. Die mir vorliegende *Mortierella*-Species besitzt zweierlei Gemmen. Die ersten, welche seltener auftreten, entstehen intercalar im Mycel. Es sind dies Anhäufungen von stark lichtbrechendem Protoplasma, welche durch Querwände von den protoplasmaleeren Hyphen abgegrenzt werden, Fig. 26, 27, 28, Taf. X. Dass diese Protoplasmaanhäufungen nicht etwa zum Zwecke der Anlage von Sporangienträgern gebildet werden, das beweist der Umstand, dass diese Gemmen stets im Mycel innerhalb des Nährmediums entstehen, wo niemals Sporangienträger weder angelegt noch ausgebildet werden. Die zweite Art von Gemmen werden von Zopf als Stielgemmen bezeichnet, welche Benennung ich beibehalten will. De Bary nannte sie Akrogonidien. Sie entstehen terminal auf folgende Weise. Luft- wie Nährmycel erzeugt an beliebigen Stellen dünne Seitenzweige. Kaum haben diese Zweige die Länge von einigen 10 Mikron erhalten, schwellen sie an ihrem Ende kugelförmig oder birnförmig an, Fig. 20, 21, 24, 25, Taf. X. Dieses angeschwollene Ende wird immer grösser, bis der Durchmesser 20—24 μ erreicht hat. Diese terminalen Gebilde sind nicht vollständig kugelig, sondern an der Ursprungsstelle und der letzteren gegenüber etwas flacher, so dass die beiden Durchmesser sich gegenseitig verhalten wie 7 : 8. Während die Stielgemmen zur definitiven Grösse heranwachsen, erreicht auch der Tragfaden, welcher nie mehr als 3 μ im Durchmesser misst, seine definitive Länge. Bei der Gemmenausbildung wandert das Protoplasma durch die „Gemmenstiele“ in die Gemmen hinein. Wie das Plasma seine Wanderung nach diesen Reservestätten antritt (als solche sind doch die Gemmen zu betrachten), da werden unmittelbar hinter dem sich zurückziehenden Plasma Querwände gebildet, so dass ein Gemmenträger oft bis 10 Querwände aufweist. Dann erhält die Stielgemme eine sehr dicke Membran, welche deutlich geschichtet erscheint, sobald man sie durch Schwefelsäure zur Quellung bringt. Das charakteristische dieser Stielgemmen besteht aber in der warzigen Oberfläche, Fig. 22, 23, Taf. X. Die Warzen sind kegelförmig, bis $1\frac{1}{2}$ μ lang und von derselben Beschaffenheit wie die Zellmembran.

Der Inhalt der Stielgemmen ist sehr dicht und wird durch Osmiumsäure stark gebräunt. Das Loslösen der Stielgemmen geschieht durch Zerreissen der Hyphenmembran in einiger Entfernung von der Stielgemme, so dass man die meisten Gemmen noch mit einem kleinen Stielchen im Flüssigkeitstropfen des Objectträgers findet. Die Tragfäden der Stielgemmen sind überhaupt sehr hinfällig; auch bei sorgfältiger Präparation lösen sie sich sehr leicht los. Die Stielgemmen der *Mort. van Tieghemi* zeichnen sich durch die Massenhaftigkeit in ihrer Entwickelung und durch ihr vorherrschendes Luftleben aus. Zopf berichtet über beobachtete Uebergänge von gewöhnlichen Gemmen und Stielgemmen bei *Mortierella polycephala*. Bei *Mort. van Tieghemi* konnte ich nichts derartiges beobachten.

3. Die Keimung der Sporen, Fig. 29, 30, Taf. X.

Die Sporen wurden in einer 1 % Peptonlösung mit Agar-Agar, welcher zur Verhütung der Bakterienentwickelung 0,2 % Citronensäure zugefügt war, auf Objectträger ausgesät. Nach zwei Tagen hatten alle Sporen gekeimt. Ihr Inhalt war stark lichtbrechend und zeigte in seiner Mitte den grossen kugeligen Fettkörper. Die Keimung erfolgte mit sehr wenigen Ausnahmen an einer einzigen Stelle durch Sprengen der Membran und Hervortreten des Keimschlauches. Schon bei der Austrittstelle des Keimschlauches erfolgte eine sehr reichliche Verzweigung, und zwar monopodial. Da aber die Seitenzweige häufig unmittelbar hinter dem Vegetationspunkte hervorwachsen, so entsteht oft der Eindruck der Gabelung. Der Inhalt des Keimschlauches ist stark glänzend und die Membran sehr zart. Am dritten Tage nach der Sporenaussaat war das Luftmycel schon ausgebildet. Dasselbe entsteht an beliebigen Stellen des Nährmycels, indem an Nährhyphen, welche auf der Oberfläche des Nährbodens ausgebreitet sind, dicke Vegetationshöcker angelegt werden. Diese wachsen dann nach dem früher beschriebenen Luftmycelcharakter in die Luft. Während die Keimschläuche zum verzweigten Mycel heranwuchsen, nahmen die Sporen an Volumen bedeutend zu. Diese Volumenvergrösserung beobachtet man im Allgemeinen bei den Sporen der Mucorineen vor dem Austreiben der Keimschläuche. Dieselbe ist offenbar auf eine starke Wasseraufnahme der Sporen zurückzuführen, muss aber auch mit einem Flächenwachsthum der Sporenwand verbunden

sein. Bei *Mortierella van Tieghemi* hält die Volumenvergrösserung der Spore ganz sicher auch während des Mycelwachsthums noch an, ist sogar während dieser Zeit bedeutend lebhafter als vor dem Hervortreten des Keimschlauches. Nach 6 Tagen waren die ersten Stielgemmen gebildet. Sie entstanden sowohl innerhalb des Nährbodens als auch am Luftmycel. In weit überwiegender Zahl waren sie jedoch am Luftmycel ausgebildet. Sehr auffällig war bei diesen Objectträgerkulturen das fast vollständige Fehlen der Sporangienträger. Es wurden weitere Versuche mit einem Nährboden von 5 % Traubenzucker, 0,5 % Pepton, 0,25 K (p. 299) und Agar-Agar angestellt, bei welchem in den Glasschalen sonst sehr üppige Sporangienbildung zu beobachten war. Auch bei diesen Objectträgerkulturen waren in einer einzigen feuchten Kammer Sporangienträger aufgetreten. Diese hatten sich auf dem der Nährfläche entgegengesetzten Objectträger, wo also sehr wenig Nahrung, aber genügend Feuchtigkeit zur Verfügung stand, gebildet. Auf dem Nährboden selber waren keine Sporangienträger entstanden. Bei diesen Objectträgerkulturen war sehr hübsch zu beobachten, wie die Sporangien so grosse Wassermengen in die Zwischensporensubstanz aufnehmen, dass sie dadurch einen drei- bis vierfachen Durchmesser erhalten. Diese zwischen den Sporen herausdifferenzirte Protoplasmasubstanz vermag jedoch das Wasser nicht mit grosser Kraft an sich zu behalten; denn ein Lufthauch genügt, um die Verdunstung zu bewirken, und das Sporangium schrumpft zu einem unförmlichen Sporenklümpchen zusammen.

4. Die Keimung der Stielgemmen, Fig. 31—34, Taf. X.

Die Stielgemmen wurden auf eine Nährlösung folgender Zusammensetzung ausgesät: 5 % Rohrzucker, 1 % Pepton und Agar-Agar. Nach drei Tagen waren alle möglichen Stadien in der Keimung der Stielgemmen zu beobachten. Die Keimung beginnt mit einem Riss in der dicken Gemmenmembran. Der Riss erstreckt sich fast auf die ganze Breite der Gemme. Aus dieser Spalte drängt sich nun ein breiter Protoplasmalappen hervor, welcher nach dem Austritte sich noch verbreitert. Dieses Protoplasma ist körnig und reich an Fettkörpern. Oft reisst die Gemmenwand an zwei Stellen und bringt zwei Keimschläuche zum Durchtritt. Oft quillt das Protoplasma so stark hervor, dass es ausserhalb der Gemme eine Kugel von der nämlichen Grösse, wie

die Gemme bildet. Dieses herausgedrungene, sehr nährstoffreiche Plasma ist mit einer zarten, dünnen Membran umgeben. Wir können hier also weniger von einem Keimschlauche als vielmehr von einem Befreien des mit dicker Membran umgebenen Protoplasmas von seiner Hülle sprechen. Das herausgetretene Protoplasma zeigt durch seine körnige Structur, den reichen Gehalt an glänzenden Fettkugeln deutlich, dass es nicht aus der Gemme heraus gewachsen, sondern, dass es sich aus der dickwandigen Gemme befreit hat. Erst jetzt beginnt der Wachsthumsprocess durch das Auftreten zahlreicher Vegetationspunkte und durch Auswachsen derselben zu einem reich verzweigten Mycel. Diese jungen Mycelfäden zeigen auch einen dichten, nicht körnigen, sondern homogenen, stark lichtbrechenden Inhalt, wie dies bei allen wachsenden Pilzhyphen zu beobachten ist. Aus dem Mycel, welches aus der Stielgemme sich entwickelt, entstehen Lufthyphen, neue Stielgemmen und Sporangienträger auf die früher beschriebene Weise.

5. Charakterisirung der Species *Mortierella van Tieghemi.*

Sporangienträger büschelig, zu 2—30 an einem Seitenzweig des Luftmycels entstehend, aufrecht, 0,250—0,400 mm lang, an der Basis bis 17 μ dick, allmählich bis $3^1/_2$ μ zugespitzt, im Alter mit vielen Querwänden. Im obersten Fünftel zerstreut stehend 2—15 Seitenzweige mit einer Länge bis 68 μ. Zweige bis zum 4. Grade sympodial verzweigt. Sporangien am Hauptstamme und den Zweigen gleich ausgebildet, 32—70 μ im Durchmesser, mit glatter, leicht zerfliesslicher Membran. Scheidewand flach, hier und da schwach gewölbt. Basalkragen gering. Sporen bis 50, rund, oval oder unregelmässig, mit 6—20 μ Durchmesser, farblos, glatt, meist mit kugeligem Fettkörper. Intercalare Mycelgemmen sehr selten. Stielgemmen gewöhnlich einzeln, oft zu 2—3 an einem dünnen Mycelzweige endständig, kugelig, zu $^7/_8$ abgeplattet, mit dicker, geschichteter, warziger Membran und fettreichem Inhalt. Zygosporen nicht beobachtet.

Fundort: Pferdemist.

Vergleiche ich diese Species mit den bekannten Arten, so ist die Aehnlichkeit mit *Mortierella polycephala* Coemans nicht zu leugnen, obschon die sympodiale Verzweigung des Sporangienträgers, die verzweigten Seitenäste und die warzige Structur der

Stielgemmen ein genügender Grund sind, *Mortierella van Tieyhemi* als gute Art hinzustellen. Nicht zu leugnen ist einige Aehnlickeit dieser Art mit *Mortierella candelabrum* van Tieghem, und zwar in der Ausbildungsweise der Seitenäste. Nur sind sie bei der letzteren Art viel länger und werden in der unteren Partie der Sporangienträger angelegt. Die Sporangienträger von *M. candelabrum* entstehen einzeln. So ist *Mortierella van Tieghemi* zwischen *M. polycephala* und *M. candelabrum* einzureihen.

B. Physiologie des Pilzes.

Es interessirte mich ganz besonders, das Verhalten dieses Organismus gegenüber den verschiedenen äusseren Bedingungen zu studieren, indem ich fest davon überzeugt bin, dass erst durch eine genaue Kenntniss der Physiologie der Protobionten das erfolgreiche physiologische Verständniss der höheren Organismen möglich ist. Im Verlaufe dieser Untersuchungen bin ich von der Nothwendigkeit der vergleichenden physiologischen Studien nicht nur von Gliedern verschiedener Pflanzenfamilien oder verschiedener Gattungen, sondern vor allem auch verschiedener Arten derselben Gattung, und zwar auch verwandter Arten überzeugt worden. Die folgenden Studien, hauptsächlich über den Einfluss des Nährbodens, sind nicht als abgeschlossen zu betrachten, sondern werden in vergleichendem Sinne mit einer Reihe anderer Pilze als Controlorganismen fortgesetzt.

I. Einfluss des Nährsubstrates.

1. Chemische Zusammensetzung.

a) Wasser mit Agar-Agar.

Eine Aussaat auf destillirtes Wasser mit Agar-Agar blieb ohne Wachsthum. Dagegen war das Wachsthum auf einem Nährboden von Brunnenwasser und Agar-Agar, wenn auch gering, doch normal. Sie unterschieden sich ausser durch die geringere Ueppigkeit in nichts von den Kulturen auf Pferdemist.

b) Mistdecoct.

Pulverfläschchen von 100 cm^3 Inhalt wurden zu $^1/_3$ mit Mistdecoct und Agar-Agar gefüllt und mit einem Wattepfropf ver-

schlossen sterilisirt. Die Vegetation entwickelte sich nur schwach aber vollständig normal.

c) Pepton.

Als unorganische Nährsubstanz wurde bei allen künstlichen Nährböden die Nährlösung benutzt, welche Klebs bei seinen Untersuchungen verwendete. Ihre Zusammensetzung lautet:

2 Theile salpetersaures Natron,
2 „ phosphorsaures Kali,
1 Theil schwefelsaure Magnesia.

Der Kürze wegen bezeichne ich diese Nährlösung mit K. 0,25 % K-Nährlösung, 0,5 % Pepton und Agar-Agar bildete den ersten Nährboden. Als Kulturgefässe verwendete ich Glasdosen mit lose übergreifendem und solche mit aufgeschliffenem Glasdeckel. Dieser Nährboden erwies sich als günstig, obschon die Gefahr, dass die Bakterien die Oberhand gewinnen, nahe liegt. Sehr bald war die Oberfläche der Nährsubstanz mit einer dicken Myceldecke überzogen, welche hauptsächlich Stielgemmen in prächtigster Ausbildung hervorbrachte. Von dieser Myceldecke wuchs das Luftmycel an der Glaswand empor gegen den Deckel, überzog den letzteren vollständig, und nach 2 Monaten war die ganze Glasdose mit einem watteähnlichen, rein weissen Mycel angefüllt. Die Sporangien wurden normal ausgebildet, und zwar vorherrschend an der Glaswand und dem Dosenrande, wo der Deckel übergreift.

d) Rohrzucker.

Eine flüssige Nährlösung von 2 % Rohrzucker und 0,25 K-Nährlösung ergab in 16 Kulturen keine Vegetation. Als Controlversuch wurde gleichzeitig in dieselbe Nährlösung *Mortierella candelabrum* ausgesät, welches eine ganz befriedigende Vegetation lieferte. Da sämmtliche Kulturen reich an Bakterien waren, so konnte angenommen werden, dass die Bakterien die Vegetation verhinderten. Es wurden deswegen neue Kulturen mit 2 1/2 % Rohrzucker und 0,2 % Citronensäure angesetzt. In einer einzigen Glasdose, welche im Thermostaten stand, war eine Vegetation, worin Stielgemmen aber keine Sporangien zu finden waren, vorhanden. Die Zimmerkulturen wiesen kein Wachsthum auf. 10 % Rohrzucker, 0,2 % Citronensäure, 0,25 % K-Nährlösung wurden mit Agar-Agar zu einem festen Nährboden angesetzt.

Von 13 Aussaaten ergab eine einzige eine schwache aber normale Vegetation.

e) Rohrzucker und Pepton.

Eine Nährlösung enthielt 5 % Rohrzucker, 1 % Pepton, 0,25 % K und 0,2 % Citronensäure. Es bildete sich untergetauchtes und schwimmendes Mycel in bedeutender Ueppigkeit. Das untergetauchte Mycel war in kugeligen, lockeren Gebilden vorhanden, woran man die radiäre Ausstrahlung der Hyphen schon makroskopisch sehen konnte. Unter dem Mikroskope erschienen die Mycelfäden sehr reichlich verzweigt, kurz, aber dickästig. Stielgemmen waren nur vereinzelt wahrzunehmen, dagegen wenige intercalare Gemmen. Das oberflächlich schwimmende Mycel hatte sich am Flüssigkeitsrande der Glaswand entlang als geschlossener Ring entwickelt. Die Hyphen waren so stark verfilzt und von so zahlreichen Bakterien umschwärmt, dass der Mycelring eine käsige Structur erhielt. Die Stielgemmen waren hier sehr zahlreich aufgetreten. In keiner Kultur wuchs das Mycel an der Glaswand empor und auch von der Flüssigkeitsoberfläche entwickelte sich kein Luftmycel. Eine Reihe von Aussaaten wurde auf dem nämlichen, aber durch Agar-Agar festen Nährboden gemacht. Die Kulturen waren normal und sehr üppig. Diejenigen Kulturen, welche im Thermostaten einer günstigen Temperatur ausgesetzt waren, hatten in 12 Tagen fast die ganzen Glasdosen mit dem üppigen, watteähnlichen Luftmycel gefüllt. Noch günstiger als dieser angeführte Nährboden erwies sich derjenige folgender Zusammensetzung: 2 ½ % Rohrzucker, 1 % Pepton, 0,25 % K und 0,2 % Citronensäure. Auf diesem Nährmedium erreichten die Kulturen bei einer Zimmertemperatur von 12—14° C. dieselbe Ueppigkeit, wie sie bei der vorigen 5 procentigen Rohrzuckerlösung nur unter den günstigsten Temperaturbedingungen eingetreten war. Ziemlich ungünstig war ein flüssiges Nährmedium von der Zusammensetzung: 2 ½ % Rohrzucker, 0,5 % Pepton, 0,125 % K und 0,1 % Citronensäure. Vermuthlich war hier die K-Nährlösung zu gering vertreten. Es wurden daher neue Kulturen in Flüssigkeiten folgender Zusammensetzung ausgesät: 2 ½ % Rohrzucker, 1 % Pepton, 0,25 % K und 0,2 % Citronensäure. Unter diesen Umständen waren wieder dieselben Erscheinungen zu beobachten, wie bei den vorhin genannten 4 procentigen, flüssigen Rohrzuckerlösungen. Eine recht gute und normale Kultur ergab die Nährmischung 1 % Rohr-

zucker, 0,5 % Pepton, 0,25 K. Allen Flüssigkeitskulturen, die ich hier angeführt, ist es aber eigenthümlich, dass die Stielgemmen viel häufiger eine glatte Membran besitzen als die normale, warzige Zellhaut.

f) Traubenzucker.

Eine 2 % Traubenzuckerlösung mit 0,3 % K und Agar-Agar ergab ein sehr geringes Wachsthum. Die Stielgemmen waren ausgebildet. Aussaaten auf 20 % und 30 % Traubenzuckerlösung ergaben schwimmendes und untergetauchtes Mycel mit Stielgemmen und gewöhnlichen Gemmen.

Sofort änderten sich die Resultate, als dem Traubenzucker Pepton beigegeben wurde. Es wurden zwei Kulturserien von folgender Zusammensetzung des Nährbodens angelegt:
2 1/2 % Traubenzucker, 0,5 % Pepton, 0,25 % K und Agar-Agar,
5 % „ 0,5 % „ 0,25 % „ „ „ „ .

Nach 10 Tagen hatte die Kultur eine ganz bedeutende Ueppigkeit und eine normale Ausbildung der Stielgemmen und der Sporangienträger erlangt.

g) Concentrirter Traubensaft von Sizilien.

Als Nährboden verwendete ich verschiedene Concentrationsgrade dieses sonst für die Schimmelpilze so ausgezeichneten Nährmediums. Die Vegetation war überall eine kümmerliche. Die Erfolge waren sofort ausgezeichnet, als einer stark verdünnten Traubenmostlösung 0,5 % Pepton zugefügt wurden. Die Concentration betrug ungefähr 1 Volumen Traubensaft auf 20 Volumen destillirten Wassers. In allen Glasschalen war die Vegetation sehr üppig. Ein schneeweisses Luftmycel erfüllte fast die ganze Glasdose. Die Stielgemmen waren massenhaft und normal ausgebildet. Das Luftmycel zeigte viele Bakterienknötchen. Die Sporangienträger fehlten vollständig.

h) Pflaumen und Pflaumensaft.

Weder im Zimmer noch im Thermostaten konnte auf gekochten Pflaumen eine Vegetation des Pilzes erzogen werden. Auf flüssigem Pflaumensaft wuchs eine geringe Myceldecke heran, welche eine Menge von Stielgemmen, aber keine Sporangien enthielt. Da schon die Rohrzucker-Peptonkulturen die ungünstigen

Bedingungen der flüssigen Nährböden gelehrt, wurden Gypsklötzchen mit Pflaumensaft getränkt und mit Sporen inficirt. Nach 2 monatlichem Wachsthum war das Mycel makroskopisch kaum zu sehen. Auch da waren nur Stielgemmen und keine Sporangien gebildet. Auch wurde hier gar kein Luftmycel zur Entwickelung gebracht.

i) Bierwürze.

Diese erwies sich als sehr ungünstiger Nährboden.

k) Brot.

Es wurden Brotkulturen bei 15° C., dem gefundenen Temperaturoptimum angelegt. Nach 5 Tagen hatte sich das Mycel zu einer sehr üppigen Watte entwickelt. Besonders reichhaltig war die Anastomosenbildung vorhanden. Nach 8 Tagen war das watteähnliche Mycel ganz besonders an der Glaswand ausgebildet, wo es auch massenhaft Sporangien erzeugt hatte. Die Brotoberfläche selber, die sehr bakterienreich war, zeigte keine üppige Vegetation. Die Sporangienträger zeichneten sich hauptsächlich dadurch aus, dass ihre Verjüngung gewöhnlich weit oben und nicht schon unterhalb der Mitte, wie dies bei den normalen Mistkulturen der Fall ist, begann. Auch war die Querwandbildung in den Sporangienträgern viel häufiger. Schon in den Sporangienträgeranlagen konnte man bis 5 Querwände beobachten, welche den leeren unteren Theil von der protoplasmagefüllten Vegetationsspitze abgrenzten. Je mehr sich die Sporangienträger streckten, desto weiter rückte das Protoplasma gegen die Spitze, stets hinter sich eine Querwand bildend. Bei allen Brotkulturen trat ein starker Uringeruch hervor, wohl der stärkste von allen angelegten Kulturen. Die Stielgemmen waren massenhaft vertreten.

l) Zwiebelschalen von *Allium Cepa*.

Die Zwiebel von *Allium Cepa* erwies sich als guter Nährboden. Auch da hatte sich auf der Oberfläche der Schalen eine dünne, spinngewebige Mycelschicht entwickelt, während am Rande prächtige Mycelflocken entstanden waren. Stielgemmen und Sporangienträger besassen die normale Form.

m) Kartoffelknollen.

Auf Kartoffelknollen wächst der Pilz sehr gut; nur muss man dafür sorgen, dass der Nährboden nicht allzusehr von Bakterien heimgesucht wird. Der Pilz wächst sehr bald zur üppigen, typisch ausgebildeten Kultur heran. Es entstehen zahlreiche Sporangienträger, theils normal fertig gebildete, theils solche, welche auf der keulenförmigen Anlage stehen geblieben sind und zahlreiche Querwände aufwiesen. Die Stielgemmen waren massenhaft entstanden, aber auch nicht selten waren intercalare Gemmen zu beobachten. Sämmtliche Kartoffelkulturen zeichneten sich durch starken Uringeruch aus.

n) Gelbe Rüben *(Daucus Carota)*.

Die Vegetation war nicht sehr üppig. Die Stielgemmen herrschten in ihrer Zahl weit über die Sporangien vor. Das Luftmycel war sehr gering entwickelt. Auch intercalare Gemmen konnten beobachtet werden.

o) Orangen.

Sowohl das Fruchtfleisch als auch die Schale erwiesen sich als sehr schlechte Nährböden. Die Vegetation bestand hier bloss in vereinzelten seidenglänzenden Mycelfäden.

p) Kohlrabi.

Die Kulturen waren sehr üppig ausgebildet, aber ohne den charakteristischen Uringeruch. Stielgemmen und Sporangienträger waren hier normal ausgebildet. Das Mycel drang kaum 1 cm tief in den Nährboden ein, wo es auch normale Stielgemmen hervorgebracht hatte.

Zusammenfassung.

Siebemann (83) hebt in seiner Arbeit über *Eurotium repens* hervor, dass dieser Pilz Substrate liebt, welche reich sind an Kohlenhydraten, während stickstoffreiche Nährmedien ihm nicht günstig seien. Für *Thamnidium elegans* wies ich nach, dass die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane von kohlenhydratreicher Nahrung auf andere Weise beeinflusst werden, als von stickstoffreicher (95). Besonders ausführlich behandelte Klebs in der

vortrefflichen Arbeit über *Sporodinia grandis* den Einfluss der chemischen Zusammensetzung des Nährbodens auf die Sporangien- und Zygosporenbildung (98). Er kam zu dem Resultate, „dass bei *Sporodinia* die Sporangien- und Zygotenbildung sich gegenüber der chemischen Zusammensetzung der Substrate wesentlich verschieden verhalten.“ Aus meinen ausgeführten Experimenten geht vorerst der grosse Unterschied der Kulturen auf Pflaumen, Pflaumensaft, gelbe Rüben, Orangen und der Kulturen auf Brot, Kartoffeln, Zwiebeln hervor. Für die meisten Schimmelpilze ist der Pflaumensaft eine ganz vortreffliche Nahrung. *Mortierella* wächst auf diesem Nährboden gar nicht. Einen Aufschluss über dieses eigenthümliche Verhalten liefern die Zuckerkulturen. Sowohl Rohrzucker, als auch Traubenzucker sind für sich allein sehr schlechte Nährböden für diese *Mortierella*-Art. Sobald aber Pepton hinzugefügt wird, ist die Vegetation eine ausnehmend üppige. Wir haben es hier offenbar mit einer Pilzspecies zu thun, welche stickstoffreiche Nahrung nothwendig hat. Wenn mehrere Arten einer Gattung, wie auch verschiedene Gattungen in ihrem Peptonbedürfnisse untersucht werden, so wird man zu dem Resultate kommen, dass auch die mikroskopisch kleine Pflanzenwelt in ihrer floristischen Zusammensetzung von der Natur des Substrates bedingt wird, wie es auch bei den phanerogamen Pflanzen der Fall ist. Für die vorliegende Species interessirte mich besonders die Frage, ob die Sporangienbildung und die Entwickelung von Stielgemmen von der chemischen Zusammensetzung des Substrates verschieden beeinflusst werden. Nach all meinen Versuchen ist diese Frage zu verneinen.

Die Quantität der zur Verfügung stehenden Nahrung war von keinem anderen Einflusse, als dass bei geringen Nahrungsmengen eine schwache, bei genügend reichlicher Nahrung eine üppige Vegetation zu beobachten war. In beiden Fällen war die Fortpflanzung eine normale. Die Objectträgerkulturen mit ihren geringen Nahrungsmengen könnten sehr leicht zum Fehlschlusse führen, dass nur bei bestimmten Nahrungsmengen Sporangienträger gebildet würden. Ueber diesen Punkt des Nahrungsmangels werde ich noch an einer anderen Stelle sprechen.

2. Feste und flüssige Nährböden.

Schon in meiner Arbeit über *Thamnidium elegans* (95) wies ich nach, dass die flüssigen Nährmedien andere Resultate hervorbringen als feste Nährböden. Auf den erst erwähnten Nährmedien wurde die Sporangienträgerbildung ganz unterdrückt, während die Mycelvegetation üppig weiterschritt. Klebs schenkte diesem Unterschied der festen und flüssigen Nährböden weitere Aufmerksamkeit in seiner Arbeit über *Eurotium repens* und *Mucor racemosus*. Für *Mortierella van Tieghemi* erwies sich ein flüssiges Substrat trotz der günstigsten chemischen Zusammensetzung als sehr ungeeignet. Es hielt schwer in Flüssigkeitsmengen, die eine Dicke von 1 cm überschritten, eine ordentliche Vegetation zu erhalten. Selbst bei dem günstigsten Rohrzucker-Pepton-Nährboden war die Vegetation eine spärliche. Das untergetauchte Mycel brachte nur wenig Stielgemmen und gar keine Sporangien hervor. Wenn Schimmelpilze, z. B. *Penicillium*, *Rhizopus* etc. Flüssigkeiten bewohnen, so überziehen sie mit Vorliebe die Oberfläche, um da, wenn die Mycelschicht dick genug geworden ist, ihre Fortpflanzungsorgane zu bilden. *Mortierella* entwickelte sich auch auf der Flüssigkeitsoberfläche sehr gering. Wo sie auftrat, da bevorzugte sie den Flüssigkeitsrand. Wenn die Flüssigkeiten nur eine geringe Dicke besassen, so entwickelte sich der Pilz bedeutend besser. Ich verwendete als Nährflüssigkeit eine Lösung folgender Zusammensetzung: $2^1/_2$% Rohrzucker, 0,1% Citronensäure, 0,5% Pepton, 0,125% K. Die Flüssigkeitsschicht betrug 3 mm in der Dicke. Unter diesen Umständen hatte sich eine vollständige Myceldecke gebildet, die an der Glaswand emporwuchs und von dort aus ein üppiges Luftmycel erzeugte, an welchem Stielgemmen und normale Sporangienträger sassen. Eine andere Serie wurde mit einer Flüssigkeit folgender Zusammensetzung angestellt: 1% Rohrzucker, 0,5% Pepton, 0,25% K. In den einen Kulturen war das Mycel oberflächlich, in den anderen untergetaucht entwickelt. Letzteres bildete kleine kugelige Flöckchen mit radiär ausstrahlenden Mycelfäden. Diese hatten keinen ausgesprochenen Charakter und stimmten theilweise mit dem Pepton-, theilweise mit dem Zuckertypus nach Klebs (96) überein. Oft sind die Hyphenenden keulenförmig angeschwollen. Aus diesen Anschwellungen entwickeln sich dann Gemmen, wie sie bei den Mucorineen häufig sind. In einer Glasdose betrug die Flüssigkeitsschicht $^1/_2$ cm,

Auf ihrer Oberfläche breitete sich eine dichte, weisse Myceldecke aus, von welcher Lufthyphen ausstrahlen. Die Stielgemmen waren vorherrschend und nur wenige aber normale Sporangienträger ausgebildet. Um den Pilz in einer geringen Flüssigkeitsmenge zu erziehen, wurden einige Tropfen in eine Uhrschale gebracht. Damit der Tropfen beim Sterilisiren nicht verdunste und damit derselbe nicht durch Wasseranziehung seine Concentration verändere, wurde die Uhrschale in eine Glasdose gesetzt, worin eine Flüssigkeit von derselben Zusammensetzung vorhanden war. In diesen tropfenweisen Flüssigkeitsmengen war bei obiger $2^1/_2$ procentigen Rohrzuckerlösung die Vegetation eine vortreffliche und normale mit Stielgemmen und Sporangienträger. Das Mycel wuchs über den Rand der Uhrschale hinüber und an der äusseren Wand zur umgebenden Flüssigkeit hinunter. Die intercalaren Gemmen waren sehr zahlreich vorhanden. Durch diese Versuche ist nachgewiesen, dass für die ganze Entwickelung von *Mort. van Tieghemi* die festen Nährböden viel günstiger sind als die flüssigen. Bei den flüssigen Nährmedien sind diejenigen von geringerer Dicke günstiger als die hohen Flüssigkeitsschichten. Durch die flüssigen Nährböden wird die Sporangienbildung und die Luftmycelbildung unterdrückt. Auf die theoretische Erklärung dieser Erscheinung komme ich am Schlusse zu sprechen. Es mag hier nur darauf hingewiesen werden, dass es keine zufällige Erscheinung ist, wenn der Pilz ein Nährmycel und ein Luftmycel entwickelt, sondern dass diesen Resultaten ganz bestimmte physiologische Factoren entsprechen.

3. Concentration des Nährbodens.

Als Nährmedien verwendete ich 10, 20, 25, 30, 40 und 50% Rohrzucker. In der Nährlösung von $2^1/_2$% bis 30% Rohrzucker war die Vegetation eine normale. Eine 40 procentige Rohrzuckerlösung ergab nicht in allen Glasschalen ein positives Resultat. In den einen Dosen unterblieb die Keimung gänzlich, in den anderen und ganz besonders in den Uhrschalen, wo die Flüssigkeitsmenge geringer war, hatte sich eine beträchtliche Myceldecke gebildet. Intercalare Gemmen und Stielgemmen waren sehr zahlreich, und zwar die letzteren sowohl innerhalb der Flüssigkeitsmenge, als in der Luft. Sporangienträger werden keine gebildet. In der 50 procentigen Rohrzuckerlösung unterblieb die Keimung

der Sporen. Eine andere Versuchsreihe wurde auf folgende Weise angestellt. In Uhrenschalen wurde ein Tropfen Nährlösung von $2^1/_2$ % Rohrzucker und Pepton mit $2^1/_2$, 5 und 10 % Chlornatrium gebracht. Diese Uhrschalen standen in je einer Glasdose mit der gleichen Flüssigkeit, um das Verdunsten des Tropfens zu verhüten. Das Resultat war folgendes: Bei $2^1/_2$ % NaCl war die Vegetation eine vortreffliche. Stielgemmen und Sporangienträger waren vorhanden. Einzelne Sporangienträger zeichneten sich durch ein unverhältnissmässig lang zugespitztes Ende aus. Die Stielgemmen entwickelten sich im Flüssigkeitstropfen ebenfalls, aber viel weniger zahlreich als an der Luft. Es war sehr hübsch zu constatiren, wie die Stielgemmenanlage ihr Köpfchen über die Flüssigkeitsoberfläche emporhob und sich dem günstigeren Luftleben zuwandte. Die 5 procentige Chlornatriumlösung ergab eine ziemlich gute Myceldecke. Dieselbe hatte eine Unmasse von Stielgemmen, dagegen keine Sporangienträger gebildet. Die Stielgemmen waren so zahlreich, dass jeder Mycelzweig an seinem Ende eine birnförmige Anschwellung hervorbrachte, welche zur Stielgemme auswuchs. Auch intercalare Gemmen waren in diesem Nährmedium entstanden. Die Nährlösung mit 10 % NaCl ergab keine Vegetation.

Eine dritte Versuchsreihe wurde mit Traubenzucker vorgenommen. Zu einer Nährsubstanz von 0,5 % Pepton und 0,25 % K wurden 5, 10, 15, 25, 35, 45 % Traubenzucker zugefügt. Der Nährboden war mit Agar-Agar festgemacht. Bei 5 % Traubenzucker war die Vegetation sehr üppig. Auf dem Nährboden breitete sich eine nicht sonderlich dicke Mycelschicht aus, die leider von Bakterien befallen war. Nichtsdestoweniger entwickelte sich an der Glaswand bis hinauf zum Deckelrand ein äusserst üppiges Luftmycel. Sowohl auf der Nähroberfläche als an dem Luftmycel der Glaswand traten zahlreiche Stielgemmen auf. Auf dem Nährboden waren nur wenige Sporangienträger ausgebildet, um so zahlreicher dagegen an der Glaswand. Diejenigen Glasdosen mit 5 % Traubenzucker, welche in einer feuchten Kammer standen, ergaben bedeutend üppigere Vegetationen. Bei diesen war nicht nur an der Glaswand, sondern auch auf dem Nährboden ein prächtiges Luftmycel entstanden. In einer Glasschale mit dem nämlichen Nährmedium waren die Bakterien so massenhaft, dass das Wachsthum von *Mortierella* beinahe unterdrückt war und dennoch hatten sich normale Sporangienträger entwickelt. Auch bei 10 % Traubenzucker war die Vegetation eine sehr gute und

mit derjenigen auf 5 % Traubenzucker übereinstimmende. Deutlich war die Ausbildung der Sporangienträger hier geringer als bei den vorhin beschriebenen Kulturen, aber immerhin noch sehr stark und normal. In einer Kultur, welche von Bakterien heimgesucht war, traten keine Sporangienträger auf. Hier vermochten also die Bakterien mit dem verzögernden Einflusse der Concentration die Sporangienbildung zu unterdrücken. Die Glasdosen mit 15 % Traubenzucker zeigten eine vortreffliche Vegetation. Einzelne waren mit dem watteähnlichen Mycel fast angefüllt. In anderen hatte das Luftmycel die Glaswand und sogar den Deckelrand überzogen. Von dem letzteren hing es guirlandenartig bis zur Nährroberfläche herunter, wo es sich wie mit Tauen befestigte. Ueberall traten massenhaft normale Stielgemmen auf. Auf dem Nährboden hatten sich in keiner Glasschale Sporangienträger gebildet, dagegen in einer Kultur am Luftmycel der Glaswand. Die Sporangienträger waren normal entwickelt. In einzelnen Glasschalen mit der nämlichen Nährsubstanz waren die Sporangien ganz weggeblieben. Auf dem Nährboden mit 25 % Traubenzucker war das Vegetationsbild ein anderes. Die Myceldecke der Nähroberfläche bildete äusserst kurze, kaum über 1 mm lange Lufthyphen. An der Glaswand wuchs ebenfalls ein kaum ½ cm breiter Mycelstreifen empor. Die Stielgemmen besassen die normale Form, waren dagegen fast durchweg glattwandig. Wo die Membran Warzen aufwies, da waren letztere bedeutend kleiner als bei den normalen Stielgemmen. Die Sporangienträger fehlten vollständig. Die Stielgemmen waren in enormer Anzahl vorhanden. 35 % Traubenzucker ergab eine noch schwächere Vegetation, wobei das Luftmycel ganz unterdrückt war. Die Stielgemmen waren so massenhaft entwickelt, dass die Myceldecke fein gekörnelt erschien. Die Stielgemmen, oft bis 27 μ im Durchmesser, besassen meist eine birnförmige Gestalt und eine glatte Membran. Die charakteristischen Warzen fehlten. Ihr Inhalt war fein körnig und stark glänzend. Die Abgrenzung vom Tragfaden lag gewöhnlich ca. 2 μ von der Stielgemme entfernt im Tragfaden selber, so dass abgefallene Stielgemmen ein kleines kegelförmiges Anhängsel trugen. Die Sporangienträger fehlten in allen Kulturen. 45 % Traubenzucker ergab keine Vegetation.

Der Einfluss einer erhöhten Concentration bestand also erstens in der Unterdrückung der Sporangienbildung, zweitens in der Steigerung der Stielgemmenbildung und drittens

in einer Formveränderung der Stielgemmen. Nach Pfeffer besitzen Traubenzucker ca. den doppelten und Chlornatrium den neunfachen osmotischen Druck als eine Rohrzuckerlösung der nämlichen Procentzahl. Wenn eine 15 % Traubenzuckerlösung die Sporangienbildung unterdrückt, so müsste die nämliche Wirkung bei einer Rohrzuckerlösung von 30 % eintreten. Die erste Substanz ist auf einem festen Nährboden angewendet worden, während der Rohrzucker als flüssiges Nährmedium gebraucht wurde, so dass das Verhältniss des osmotischen Druckes etwas grösser war als 1 : 2, vielleicht 1 : 2 ½. Auf jeden Fall kommt durch die angestellten Experimente die Verschiedenheit des osmotischen Druckes zum Ausdrucke.

II. Einfluss der Temperatur.

Da mein Laboratorium noch keine Einrichtung zur Herstellung von constanten niederen Temperaturen besitzt, so begnügte ich mich die optimale Temperatur der Sporangienbildung und den Einfluss der höheren Temperatur festzustellen. Am 5. October 1897 wurde eine Serie von Pferdemistkulturen theils im kühlen Zimmer, theils im Thermostaten aufgestellt Ueber dieses erste Resultat giebt folgende Tabelle Aufschluss:

Datum	Zimmer		Thermostat	
	Temperatur (°C.)	Resultat	Temperatur (°C.)	Resultat
5. October	14,4	keine Vegetation	—	
7. „	9,5	„ „	—	
8. „	9	„ „	15	Zimmerkulturen werden in den Thermostat eingesetzt.
9. „	9	mit der Lupe einige Hyphen sichtbar	16 ½	Vegetation makroskopisch.
10. „	9 ¾		16 ½	Mycel spinngewebeartig.
11. „	9 ¾	Vegetation makroskopisch.	16	
12. „	10		15 ¾	die ersten Sporangienträger als kleine Flöckchen sichtbar.
13. „	10 ¾		22	
14. „	10 ½		21	Vegetation entwickelt sich sehr wenig.
15. „	10 ½		21	
16. „	13		22	
17. „	12 ¾		22	
18. „	13	Kultur ziemlich gut: Sporangien sichtbar	22 ¼	die Kulturen sind von denjenigen im Zimmer weit überflügelt.

Datum	Zimmer		Thermostat	
	Temperatur (°C.)	Resultat	Temperatur (°C.)	Resultat
	Aussaat einer zweiten Serie am 20. October.			
22. October	$11^1/_2$		$17^3/_4$	
23. „	$11^1/_2$	Vegetation noch nicht sichtbar	$17^1/_2$	Vegetation üppig.
24. „	$11^3/_4$	Vegetation makroskopisch	18	Starke Ausbildung des Luftmycels.
25. „	$10^1/_2$		$18^1/_2$	
26. „	$10^1/_2$		18	
27. „	10	üppige, normale Vegetation	$17^2/_3$	Mycel auf den Glasrand übergetreten; Sporangienträger vorhanden.
28. „	10		$17^1/_4$	
29. „	$9^3/_4$		$17^1/_4$	
30. „	9		17	
31. „	9		17	

Die Temperatur von 18° C. wurde im Thermostat bis zum 10. November beibehalten. An diesem Tage zeigten die Kulturen bei üppiger Mycelentwickelung ein bedeutendes Vorherrschen der Gemmen- über die Sporangienbildung. Am 16. März 1897 wurden Pferdemistkulturen im Thermostaten bei einer Temperatur von 21 bis 22° C. gezogen. Am folgenden Tage war schon ein Luftmycelflocken zu constatiren, während die Zimmerkulturen kaum sichtbar waren. Auch am 20. März übertrafen die Thermostatkulturen mit ihrem seidenglänzenden Mycel die Zimmerkulturen. Am 22. März war die Mycelvegetation in beiden Kulturen von der nämlichen Ueppigkeit. Während die Zimmerkulturen die ersten Flöckchen von Sporangienträgern zeigten, fehlten dieselben in den Thermostatkulturen vollständig. Am 11. Mai wurde die mikroskopische Untersuchung vorgenommen. In keiner Glasdose, welche im Thermostaten gestanden war, konnten Sporangien nachgewiesen werden. Die Stielgemmen waren massenhaft und normal ausgebildet. Das Luftmycel zeichnete sich durch sehr dicke Wandbildung aus. Vom 11. bis zum 23. Mai standen die Kulturen im Zimmer und hatten bis zu diesem Tage normale Sporangien erzeugt.

Eine weitere Kulturserie wurde einer Temperatur von 27 bis 28° C. ausgesetzt. Es konnte kein Wachsthum constatirt werden. Auch aus dem Thermostaten ins Zimmer gesetzt konnte keine Vegetation beobachtet werden. Auch bei einer Temperatur von

24 bis 25° C. konnte eine nur geringe spinngewebeartige Mycelvegetation erreicht werden. Sporangien fehlten ganz. Am 12. Februar 1898 setzte ich eine Serie von Pferdemistkulturen einer Temperatur von 24° C. aus. Es entwickelte sich eine geringe, seidenglänzende Mycelvegetation mit Stielgemmen aber ohne Sporangien. Letztere erschienen auch dann nicht, als die Kulturen in die gewöhnliche Zimmertemperatur gesetzt wurden. Es musste durch diese Temperatur die Sporangienbildung gänzlich, auch in der protoplasmatischen Anlage, sistirt worden sein.

Am 22. März 1898 wurden Pferdemistkulturen im Thermostaten bei 15° C. und solche im Zimmer bei 10° C. gehalten. Dieselben ergaben folgendes Resultat:

Datum	Zimmerkulturen	Thermostatkulturen
24. März		Vegetation noch nicht makroskopisch.
25. „		hübscher Mycelrasen.
27. „		üppiges Mycel; Sporangien nicht makroskopisch.
28. „		Stielgemmen fertig gebildet; Sporangienträger mit endständigem Sporangium.
29. „	Mycel makroskopisch kaum wahrzunehmen.	Vegetation sehr üppig mit vielen normal fertig gebildeten Sporangienträgern.

Ueber eine andere Kulturserie giebt folgende Tabelle Aufschluss:

Datum	Zimmer		Thermostat	
	Temperatur (° C.)	Resultat	Temperatur (° C.)	Resultat
10. April	13	Mycel spinngewebeartig von 1 cm²	23	Keine Vegetation.
11. „	$13\frac{1}{2}$		$23\frac{1}{2}$	
12. „	$14\frac{1}{2}$	Mycel gut entwickelt	24	Vegetation mit der Luppe als spinngewebeartige Hyphen ausgebildet.
13. „	$12\frac{1}{2}$		$21\frac{1}{2}$	
14. „	13		$26\frac{1}{2}$	
15. „	$13\frac{1}{4}$		26	
16. „	13		26	
17. „	$12\frac{1}{2}$		$25\frac{1}{2}$	
18. „	13	Sporangien ausgebildet	25	Vegetation nicht weiter entwickelt.
20. „	$13\frac{1}{4}$		26	
22. „	13		$25\frac{1}{2}$	
23. „	$12\frac{1}{2}$		$24\frac{1}{2}$	

Datum	Zimmer		Thermostat	
	Temperatur (°C.)	Resultat	Temperatur (°C.)	Resultat
24. März	12		25	
26. „	13		25	
27. „	$14^1/_2$		$25^1/_2$	
29. „	$15^1/_2$		$25^1/_2$	
5. Mai	$16^1/_2$	Vegetation sehr üppig	26	Vegetation nicht weiter entwickelt.

Sämmtliche Thermostatkulturen werden in das Zimmer gestellt, wo normale Sporangienträger entstehen. Um zu untersuchen, ob der Charakter des Nährsubstrates einen Einfluss auf das Optimum und Maximum ausübe, wurde eine Kultur mit $2^1/_2$ % Rohrzucker, 1 % Pepton, 0,25 % K und 0,2 % Citronensäure angesetzt. Die constante Temperatur betrug 25° C. Der Erfolg war der nämliche wie bei den Mistkulturen; das Wachsthum unterblieb. Die Sporen hatten jedoch die Keimkraft beibehalten, denn bei einer Zimmertemperatur von 16° C. entwickelte sich in diesen Glasdosen eine normale und üppige Vegetation. Aussaaten auf 1 % Rohrzucker, 1,6 % Pepton, 0,25 % K und Agar-Agar lieferten bei einer Temperatur von 17° C. die nämliche üppige Vegetation wie die Mistkulturen. Brotkulturen, welche bei 22° C. gehalten wurden, ergaben eine üppige Mycelvegetation, dagegen keine Sporangienbildung. Dagegen konnten keulenförmige Sporangienträgeranlagen constatirt werden. 2 Tage Zimmertemperatur genügten, um die Sporangien zur Entwickelung zu bringen.

Aus all diesen Experimenten folgere ich: Das Optimum der Sporangienbildung liegt bei 15° C., das Maximum bei 20° C. Das Maximum der Ausbildung von Stielgemmen fällt mit dem Maximum der Mycelentwickelung zusammen, liegt also bei 24 bis 25° C. Aus einer Kulturserie hätte man schliessen können, dass die Fähigkeit, Sporangien zu bilden, eher ausgelöscht würde, als die Lebensfähigkeit des Protoplasmas. Eine Reihe von anderen Kulturen sprechen aber dafür, dass dem Protoplasma die Eigenschaft, Sporangien zu bilden, solange verbleibt, als ihm noch Lebensenergie eigen ist. Wenn man das Optimum und Maximum von *Mortierella* mit denjenigen anderer Pilze vergleicht, so muss es auffallen, dass diese Temperaturpunkte so tief liegen. Zum Vergleich diene folgende Tabelle:

Species	Minimum (° C.)	Optimum	Maximum	Beobachter
Eurotium repens	7	27—29	37—38	Klebs
Mucor racemosus	4	20—25	32—33	„
Sporodinia grandis	1—2	21—24	29—30	„
Thamnidium elegans	0	27	31	Bachmann
Mortierella van Tieghemi . .	?	15	20	„

Die tiefe Lage des Optimums erklärt die Erscheinung, dass *Mortierella* im Sommer so schlecht gedeiht.

III. Die Feuchtigkeit der Luft.

Pferdemistkulturen wurden am 11. October 1898 unter eine Glasglocke gebracht, welche mit nassem Filtrirpapier ausgeschlagen war. Die Glasglocke stand in einer Wasserschicht von ca. 2 cm Dicke. Die Temperatur betrug fast constant 12° C., stand also unter dem Optimum. Am 19. October war schon eine Menge von Sporangienträgern zu beobachten. An der Glaswand der Kulturschälchen war das Mycel emporgewachsen und hatte in üppigem Maasse normale Flöckchen von Sporangienträgern gebildet. Die Sporangienträger wiesen die Zweige erster Ordnung auf. Das Mycel der Glaswand hatte bis zum 19. October sehr wenig Stielgemmen erzeugt. Auf der Nähroberfläche waren dieselben jedoch vorhanden. Das Mycel war über den Rand der Kulturgefässe auf die Wasseroberfläche hinuntergewachsen und hatte da eine beträchtliche Zahl von Sporangienträgern entwickelt. Die Kultur war so üppig, wie sie bisher noch keine Aussaat auf Pferdemist ergeben hatte.

Bei diesem Versuche war es ja möglich, dass die Luftfeuchtigkeit keine gesättigte war, da bekanntermassen die Luft sich gegen den Sättigungsgrad mit Feuchtigkeit sträubt. Zudem konnte bei der obigen Versuchsreihe der Einwand erhoben werden, dass durch das Auslegen der feuchten Kammer mit Filtrirpapier das Licht abgesperrt war, während die Zimmerkulturen am Lichte standen. Es wurde daher eine zweite Kulturreihe unter die Glasglocke gestellt und auf der einen, der Wand des Zimmers zugekehrten Seite mit Filtrirpapier belegt, welches in das Wasser tauchte, das die Glocke auf dem Teller abschloss. Unter die Glasglocke wurde dicht neben die Kulturen Lambrecht's Hygrometer gestellt.

Dieses zeigte während der ganzen Zeit des Versuches einen Feuchtigkeitsgehalt von 99 bis 100 %. Die Aussaat fand am 22. October statt. Am 27. October wurde die erste makroskopische Beobachtung des spinngewebeartigen Mycels gemacht, welches die Oberfläche des Mistes überzog. Am 30. October waren schon sehr viele und üppige Sporangienträgerhäufchen zu beobachten. Die ganze Glaswand der Dosen war bis zum Rande mit dem schneeweissen Mycel überzogen. Bis zum 3. November war das Mycel über den Dosenrand an der äusseren Glaswand hinuntergewachsen und hatte in enormer Ueppigkeit die Sporangienträger hervorgebracht. Bis zu diesem Tage waren die Stielgemmen auf das dem Nährboden anliegende Mycel beschränkt, während sie in den normalen Zimmerkulturen sofort an dem wandständigen, Sporangien bildenden Mycel entstehen. Am 15. November waren die Kulturgefässe an der inneren und äusseren Wand und auf der Nähroberfläche ganz mit dichten Sporangienträgerflöckchen übersät. Die ganze Mistoberfläche war mit einer Unmenge von Sporangienträgern besetzt. Aber auch die Wasseroberfläche war mit einer Mycelschicht überzogen, von welcher sich die glänzenden Büschelchen mit ihren leicht zerfliesslichen Sporangien hübsch abhoben. Stielgemmen waren nun überall aufgetreten. Im Flüssigkeitsmycel waren die meisten Stielgemmen ohne Warzen und besassen so den Habitus gewöhnlicher terminaler Gemmen. Die Sporangien zeichneten sich durch grossen Wasserreichthum und entsprechend bedeutenden Durchmesser aus. Gleichzeitig waren Kulturen in Glasdosen angesetzt worden, wobei jede Dose auf der Innenseite des Deckels mit feuchtem Filtrirpapier ausgelegt war. Am 3. November war die ganze innere Glaswand und die Mistoberfläche mit üppigem Sporangienträgerrasen bedeckt. Gleichzeitig ausgesäte Kulturen, deren Glaswände nicht mit feuchtem Filtrirpapier ausgelegt waren, waren bedeutend geringer entwickelt, besassen aber um so mehr Stielgemmen.

Zwei Kulturen, bei welchen angenommen werden konnte, dass das Mycel festgewachsen war, — von blossem Auge konnten einige Hyphen wahrgenommen werden, — wurden unter einen kleinen Springbrunnen gebracht, um die Luftfeuchtigkeit aufs höchste zu steigern. Der feinstrahlige Springbrunnen war unter einer mit Wasser abgeschlossenen Glasglocke. Natürlich füllten sich die Kulturgefässe, über welche der Miniaturbrunnen plätscherte, mit Wasser. Zu meinem grössten Erstaunen entwickelte sich die

Mortierella auch da zu normalen Stielgemmen und normalen Sporangienträgerbüschelchen. Also unter Bedingungen, wo er sonst nur schwierig zur Entwickelung zu bringen war, in einem flüssigen Nährmedium, bildete sich jetzt bei der grossen Luftfeuchtigkeit und der niederen Temperatur der normale Pilz aus, und zwar mit starkem Uebergewicht der Sporangienträger.

Andere Versuchsreihen wurden mit trockener Luft angestellt. Am 23. October 1898 wurden Kulturen, bei welchen das Mycel makroskopisch sichtbar war, in den Exsiccator gestellt. Am 25. betrug der Feuchtigkeitsgehalt 55 %. Das Mycel blieb auf die feuchte Nähroberfläche angedrückt und hatte sehr wenig zugenommen. Am 27. October war die Vegetation bei 47 % Feuchtigkeit zu einem ringförmigen Fleck ausgebildet. Am 1. November waren noch keine Sporangienträger zu sehen. Von der unteren Fläche des Pferdeapfels hatte sich das Mycel bärtig gegen den Boden des Glasgefässes hingespannt, was seinen Grund in der grösseren Luftfeuchtigkeit dieses Raumes hat. Nach weiteren zwei Tagen waren trotz der grossen Trockenheit der Luft von nur 35 % Feuchtigkeit dennoch Sporangienträger in zahlreichen Flöckchen über die Mistoberfläche ausgebreitet. Die Stielgemmen waren in grosser Menge vorhanden. Das ganze Mycel war kurzästig und dicht dem Nährboden angeschmiegt. Die starke Reduction der gesammten Vegetation könnte nun ihren Grund in der starken Austrocknung des Nährbodens gehabt haben. Deshalb wurden neue Kulturen, worin die Pferdeäpfel in einer ca. 2 cm dicken Wasserschicht lagen, in den Exsiccator gestellt. Die Luftfeuchtigkeit betrug 50—55 %. Nach vier Tagen war überall ein starkes Mycel zu beobachten. Die Fäden waren dem Nährboden stark anliegend, als wage es der Pilz nicht, in die trockene Luft die Lufthyphen zu treiben. Auf der unteren, der Wasserschicht zugekehrten Seite entwickelte sich ein üppiges Luftmycel und eine Myceldecke überzog die Flüssigkeitsoberfläche. Bis zum 15. November war auf der Unterseite des Pferdeapfels, wo die Luftfeuchtigkeit höher stand als 55 %, sowie auf der Wasseroberfläche eine sehr üppige Sporangienvegetation zu constatiren, während die Mistoberfläche, welche gegen oben gerichtet war, weder eine Mycel-, noch eine Sporangienbildung aufwies. Auf Kosten der Vegetation im unteren feuchten Raume war also die begonnene Myceldecke der Oberfläche, obschon der Nährboden genug Feuchtigkeit besass, zurückgegangen. Durch dieses Experiment

ist deutlich ein positiver Hydrotropismus der Hyphen nachgewiesen.

Aus diesen Versuchen muss ich schliessen, dass die Sporangienbildung von *Mortierella van Tieghemi* von einer hohen Luftfeuchtigkeit nicht unterdrückt wird. Trockene Luft ist nicht nur der Entwickelung des Mycels, sondern auch der Sporangien hindernd. 98—99% relative Luftfeuchtigkeit sind als das Optimum der Sporangienbildung anzusehen. Um den positiven Hydrotropismus nachzuweisen, stellte ich folgendes Experiment an: Die Pferdeäpfel wurden in grosse Krystallisirschalen mit Ausguss eingesetzt, wo sie in einer Wasserschicht lagen. Die Krystallisirgefässe stellte ich mit einer Glasscheibe bedeckt in ein grosses Glas und setzte vor den Ausguss des Kulturgefässes ein Schälchen mit Chlorcalcium. In den Kulturgefässen musste daher die Seite, wo der Ausguss lag, eine geringere Luftfeuchtigkeit besitzen, als die ihm entgegengesetzte. In der That war die Glaswand unterhalb des Ausgusses vollständig trocken, die entgegengesetzte aber mit vielen Wassertröpfchen besetzt. Wie zu erwarten war, entwickelte sich das Mycel hauptsächlich gegen die feuchte Glaswand hin, kletterte dort hinauf und bildete dort die normale, mit Sporangien übersäte Luftmyceldecke, während an der trockenen Glaswand keine Mycelvegetation auftrat. Auch da war also ein positiver Hydrotropismus deutlich.

IV. Der Sauerstoffgehalt der Luft.

Von den Gasen der atmosphärischen Luft wird nur der Sauerstoff einen bedeutenden Einfluss ausüben, wenn letzterer überhaupt vorhanden ist. Um über diese Frage einigen Aufschluss zu erlangen, stellte ich folgende Versuche an: Am 9. Januar 1899 wurde eine Serie von Pferdemistkulturen ausgesät und in den Thermostaten eingesetzt. Am 11. Januar brachte ich 6 von diesen Kulturen, wovon zwei schon eine makroskopische Vegetation aufwiesen, unter die Luftpumpenglocke und zwei Kulturen setzte ich zur Controle daneben ausserhalb der Glocke. Die Temperatur war also für beide Theile die gleiche, ca. 14° C. Die Luft wurde aus der Glocke mit einer Wasserstrahlpumpe bis auf einen Druck von 4 cm ausgepumpt. Jeden Tag wurde die Luft wieder für einige Minuten hineingelassen und dann wieder von Neuem ausgepumpt. Am 22. Januar hatten die Zimmerkulturen eine sehr

üppige, normale Vegetation erzeugt. Die Glaswände waren mit einer dichten Myceldecke bedeckt. Sämmtliche Kulturen aus der Luftpumpenglocke stimmten in Folgendem überein. Auf der Mistoberfläche ist ein kurzästiges, niederliegendes Mycel spinngewebeartig ausgebreitet. Nirgends hat es Luftmycelflocken gebildet. In der Nähe der Glaswand sind einzelne Hyphen tauartig von der Mistoberfläche zur Glaswand ausgespannt. Die Glaswände sind mit feinen Wassertröpfchen besetzt und trotzdem ist in keinem Kulturgefässe an der Glaswand eine Myceldecke entstanden. Die nunmehrigen Bedingungen genügten nicht mehr, die so charakteristische Luftmycelvegetation hervorzurufen. In zwei Kulturen sind einzelne normale Sporangienträger nachzuweisen, in den übrigen vier fehlen sie vollständig. Die Stielgemmen sind massenhaft entwickelt und vorherrschend ohne die warzige Membran. Am 22. Januar wurden neun neue Pferdemistkulturen ausgesät und über Nacht in den Thermostaten gestellt. Am 23. Januar brachte ich fünf von diesen Kulturen unter die Luftpumpenglocke und die anderen stellte ich daneben ins Zimmer.

Am 2. Februar hatten die Zimmerkulturen eine sehr üppige Vegetation hervorgebracht, welche die Glaswände und sogar den Glasdeckel überzogen und normale Sporangienträger gebildet hatten. Unter der Luftpumpenglocke waren die Kulturen bei einem Luftdrucke von 3 cm sehr gering entwickelt. Ein Luftmycel fehlte und Sporangienträger waren nicht zu beobachten. Am 22. Februar waren die Kulturen immer noch von dem nämlichen Charakter wie die erste angestellte Versuchsreihe. Obschon die Glaswände der Kulturgefässe ganz mit feinen Wassertröpfchen besetzt waren, hatte sich kein Luftmycel entwickelt. Die Stielgemmen besassen meist eine glatte Membran. Auch intercalare Gemmen waren vorhanden. In einer einzigen Kultur konnten einige normale Sporangienträger beobachtet werden. Am 2. Februar wurde die letzte Versuchsreihe unter dem Luftdrucke von 3 cm eingesetzt. Die Aenderung bestand darin, dass die Pferdeäpfel in eine ca. 1—2 cm hohe Wasserschicht eintauchten. Auch in diesen Kulturen blieb das Luftmycel aus. Auf dem Nährboden entwickelte sich ein ziemlich üppiges Mycel, das eine Unmenge von Stielgemmen besass. In einzelnen Kulturgefässen war das Mycel auch auf die Flüssigkeitsoberfläche hinübergetreten und hatte da einige Büschelchen normaler Sporangienträger hervorgebracht. In einem einzigen Gefässe bildete das Mycel noch einen Ring an der Glas-

wand von einigen Millimeter Breite. Bei den meisten Kulturen fehlte das Mycel an der Glaswand und waren auch die Sporangienträger nicht entwickelt.

Reparaturen an der Luftpumpe gestatteten mir nicht, verschiedene Grade der Luftverdünnung auf ihren Einfluss auf die Entwickelung von *Mortierella* zu prüfen. Eines aber ist sicher, dass die Luftverdünnung die Entwickelung des wandständigen Luftmycels und der Sporangienträger verhindert. Wenn aber die Luftverdünnung diesen Einfluss ausüben kann, dann wird es offenbar der Sauerstoffmangel sein, der als wirksamer Factor zu betrachten ist.

V. Das Licht.

Die Arbeit von Alfred Lendner: „Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons“ (97) drängte mich dazu, den Einfluss des Lichtes auf *Mortierella* zu studiren. Hatte das Licht einen Einfluss, so mussten Dunkelkulturen anders ausfallen als solche, die am Lichte standen. Ich stellte von Pferdemistkulturen, welche am 3. November 1898 ausgesät wurden, eine Serie ans Fenster, eine zweite in einen Dunkelkasten und eine dritte in einen Dunkelkasten mit einer schmalen Lichtspalte. Am 6. November zeigten alle Dunkelkulturen schon ein üppiges Mycel, während bei den Kulturen, welche am Fenster standen, kleine Vegetationsflecken wahrzunehmen waren. Am 23. November wurden die Kulturen durchgesehen. Bei den Dunkelkulturen war die Vegetation eine bedeutend üppigere als bei den dem Lichte ausgesetzten. Die morphologische Ausbildung war in den verschiedenen Serien vollständig die gleiche. Heliotropismus konnte nicht constatirt werden.

VI. Einfluss der Bakterien.

Da mir ein Sterilisationsapparat mit gespanntem Dampfe fehlt und da die Ausgangskultur von Pferdemist herrührt, so konnten die Bakterien von keinen Aussaaten völlig fern gehalten werden. Von den vielen angestellten Versuchen sind einige geeignet, über den Einfluss der Bakterien einige Anhaltspunkte zu geben. Interessant sind in dieser Beziehung die Kartoffelkulturen. Im ersten Stadium, wo die Bakterien noch in geringer Zahl vorhanden sind, da ist

die Sporangienbildung eine sehr üppige. Sobald aber die Bakterien ihre Herrschaft ausübten, da zeigte sich sehr hübsch die Störung in der Sporangienbildung. Sei es, dass durch die Bakterienheerde schädliche chemische Substanzen erzeugt werden, oder sei es, dass die Bakterien auf andere Weise einen Reiz ausüben — der Einfluss ist vorhanden und äussert sich folgendermassen: Das Protoplasma zieht sich vom Vegetationspunkte der Sporangienträger zurück und grenzt sich stets von dem zurückgelassenen Theile durch eine Querwand ab. Dieser Protoplasmarückzug kann sogar eintreten, wenn das Sporangium schon als ein kleines Köpfchen entstanden ist, oder wenn sogar schon die ersten Seitenzweige gebildet sind. Die zurückgezogenen Plasmamassen werden dann zu einer Unmenge von Stielgemmen verwendet. Man könnte nun das Ausbleiben der Sporangien bei hoher Temperatur auch auf den Einfluss der Bakterien zurückführen. Allein zahlreiche Kulturen, welche im Temperaturoptimum gehalten wurden und sehr von Bakterien heimgesucht waren, besassen eine sehr üppige Entwickelung von Sporangien, während bakterienfreie Kulturen bei hoher Temperatur gar keine Sporangien aufwiesen.

Allgemeine Zusammenfassung.

Jeder, der sich mit physiologischen Experimenten abgiebt, wird mir zustimmen, dass nicht jeder Organismus gleich geeignet ist, auf äussere Einflüsse zu reagiren und dadurch einen schwachen Einblick in das Getriebe des Lebens zu gestatten. Solche Objecte, wie es *Thamnidium elegans*, *Eurotium repens*, *Mucor racemosus* und ganz besonders *Sporodinia grandis* unter den Pilzen sind, stellen nicht alle Species vor. Wenn auch *Mortierella van Tieghemi* nicht zu den günstigsten Versuchsobjecten gezählt werden kann, so ist dieser Pilz dennoch geeignet, interessante Aufschlüsse zu geben. Vor allem ist es die Sporangienbildung, welche bei dieser Species auf äussere Eingriffe reagirt. Im Folgenden will ich besonders zwei Punkte ins Auge fassen:

1. die Sporangienbildung,
2. die reichliche Ausbildung des Luftmycels an der Glaswand.

Van Tieghem macht in seinen Studien über die Gattung *Mortierella* hauptsächlich auf den Einfluss des Sauerstoffes aufmerksam. Er schreibt: „Les tubes sporangifères se développent

sur les branches rampantes du mycelium aérien, quand ces branches, n'étant ni trop serrées ni trop enchevêtrées, peuvent respirer à l'aise, et trouver dans l'atmosphère qui les entoure, une quantité suffisante d'oxygène à consommer". An einer anderen Stelle führt er als physiologischen Factor nicht der Sporangienbildung, sondern der Erzeugung von Stielgemmen den Nahrungsmangel an. „Elles se développent par insuffisance de nutrition, soit que le milieu se trouve par lui-même peu nutritif, soit que les tubes s'y pressent et s'y enchevêtrent en trop grand nombre." — „Ils se développent quand le mycélium rampant, abondamment nourri et très-vigoureux, presse, fentre et anastomose ses filaments en une toile épaisse, dont l'active respiration diminue bientôt la proportion d'oxygène contenue dans l'atmosphère confinée où végète la plante. Dans ces conditions de végétation exubérante et étouffée, toutes les espèces produisent cette sorte de corps reproducteurs; mais comme elles sont loins d'acquérir toutes la même vigueur dans le même milieu, certaines pourront former des chlamydospores échinées dans des circonstances où d'autres n'en produiront pas." Beide Ansichten des Verfassers gründen sich nicht auf Experimente, welche dieser Fragen willen angestellt worden sind. Mit einem grossen Aufwand von Versuchen trat Klebs an die Frage über die Sporangienbildung heran in den classischen Arbeiten über *Mucor racemosus* (96) und *Sporodinia grandis* (98). Seine Experimente über den Einfluss des Sauerstoffes führten Klebs zu dem Schlusse, dass dem Sauerstoffe nicht die grosse Bedeutung zuzuschreiben ist, wie es Van Tieghem gethan hat. *Mucor racemosus* brachte bei einem Luftdrucke von 10 mm noch reife Sporen hervor. Auch *Sporodinia grandis* entwickelte bei einem Luftdrucke von 15 mm normale Sporen. So konnte Klebs als Resultat schliessen: „Auf Grund aller meiner Versuche betrachte ich es als sichere Thatsache, dass bei einem günstigen Nährsubstrat und gewöhnlicher Zimmertemperatur der grössere oder geringere Feuchtigkeitsgehalt der Luft allein darüber entscheidet, ob *Sporodinia grandis* Sporangien oder Zygoten bildet." Klebs führt also als neuen Factor den Feuchtigkeitsgehalt der Luft an. In seiner Arbeit über *Eurotium repens* macht er darauf aufmerksam, dass die Hyphen, welche auf der Oberfläche mit Flüssigkeit in Berührung kommen, nie Conidien erzeugen, und dass dieselben doch genügend Sauerstoff zur Verfügung hatten. Experimente in luftverdünntem Raume

bei einem Drucke von 5 mm erzeugten Conidien, also bei einer so geringen Sauerstoffmenge, wie sie in der Natur auf der Flüssigkeitsoberfläche nie vorkommt. „Wenn nun für die specifische Abhängigkeit der Conidienträger von der Luft ihr chemischer Charakter nicht in Betracht kommt, so muss ihre physikalische Beschaffenheit den Ausschlag geben. Die Conidienträger bilden sich möglicher Weise deshalb nur in der Luft aus, weil diese nur dampfförmiges, aber kein flüssiges Wasser enthält.“ Diese Andeutungen über den Feuchtigkeitsgehalt der Luft wurden durch die Versuche mit *Sporodinia grandis* klar zum Ausdrucke gebracht. Bei 95—100 % Luftfeuchtigkeit entstanden nur Zygoten, bei 45—80 % nur Sporangien und bei 80—95 % Zygoten und Sporangien. Klebs stellte eine Menge verschiedener Experimente an, aus denen er schliesst: „Diese Thatsache nöthigt zu der Ansicht, dass eine Beschränkung der Transpiration die Lufthyphen zu Zygotenträgern, eine Beförderung der Transpiration sie zu Sporangienträgern gestaltet.“ „Nach meiner Ansicht ist die Transpiration, die bei den Hyphen in einer nicht feuchtgesättigten Luft unter allen Umständen eintreten muss, die nächste Veranlassung zu ihrer Umwandlung in Sporangienträger.“ Als zweiten wirksamen Factor bei der Sporangienbildung von *Sporodinia* betrachtet Klebs den Nahrungsmangel. „Es ist daher wohl richtiger, anzuerkennen, dass nicht unter allen Umständen die Transpiration allein die Sporangienbildung hervorrufen muss, sondern dass auch Nahrungsmangel in ähnlicher, wenn auch lange nicht so wirksamer Weise zu dem gleichen Ziele führen kann.“ „Bei einem von mir genauer untersuchten Pilz, *Ascoidea rubescens* Brefeld, wird die Conidienbildung in erster Linie durch Nahrungsmangel veranlasst; sie ist nicht an eine Umgebung von Luft gebunden, sondern findet innerhalb von Flüssigkeit statt.“ So spricht sich Klebs in seiner vortrefflichen Arbeit über *Sporodinia grandis* aus, weist darin also die Bedeutung des Sauerstoffes zurück und stellt die Transspiration und den Nahrungsmangel in den Vordergrund. Nach diesem kurzen historischen Ueberblick will ich meine Untersuchungen mit diesen Ansichten vergleichen. Zum Voraus muss ich darauf aufmerksam machen, dass wir noch weit davon entfernt sind, allgemeine Schlüsse auf die Physiologie der gesammten Pilze zu ziehen, dass auch da noch viele Experimente mit günstigen Objecten angestellt werden sollten. Wenn ich die Experimente betreffs des Sauerstoffbedürfnisses der Sporangienbildung, welche

für *Mortierella* von Van Tieghem in dem angeführten Passus als Bedingung angenommen wird, betrachte, so kann ich unmöglich den Einfluss des Sauerstoffes leugnen. Es wird durch die Versuche mit der Luftpumpe klar gelegt, dass der Luftmangel nicht nur die Entwickelung des Luftmycels, sondern auch der Sporangienträger unterdrückt. Oder welcher andere Factor sollte Schuld daran sein? Die Nahrung war vollkommen die gleiche. Die Glaswände waren ebenso mit den feinen Wassertröpfchen besetzt, so dass das Luftmycel hätte hinaufwachsen können. Der Luftmangel war die Ursache des Ausbleibens der Sporangienträger. Wenn es der Luftmangel war, so kann ich keinem anderen Bestandtheile diese Bedeutung zuschreiben, als dem Sauerstoff. Mit dieser Annahme liesse sich recht gut das Experiment mit dem springenden, verstäubenden Wasserstrahl in Verbindung bringen. Es war interessant, dass unter der Glasglocke nicht nur auf dem Kulturgefässe, auf welchem der kleine Springbrunnen zurückplätscherte, eine normale Vegetation auftrat, sondern dass auch auf der Wasserschicht des Tellers, auf welchem die Glasglocke und das Kulturgefäss standen, eine normale Vegetation mit Sporangienträgern zu sehen war. Ich denke mir, gestützt auf obige Annahme, den Vorgang der Art, dass das niederfallende Wasser, welches offenbar sehr viel Luft absorbirte, dem Pilze viel Sauerstoff zuführte und dadurch die Vegetation auf dem sonst so ungünstigen flüssigen Medium ermöglichte.

Vielleicht ist doch auch die Erscheinung, dass der Pilz in Flüssigkeiten die Oberfläche bevorzugt, auf das Sauerstoffbedürfniss zurückzuführen. Durch die Sterilisation wird die Luft aus den Flüssigkeiten ausgetrieben. Beim Erkalten werden die oberflächlichen Schichten wieder Luft adsorbiren und absorbiren und da könnte man sich doch vorstellen, der Luftgehalt der oberflächlichen Flüssigkeitsschichten wäre an ihre Bevorzugung durch den Pilz schuld. Auch die Erscheinung, dass in festen Nährböden das Mycel kaum einen Centimeter hineinwächst, dürfte auf das Luftbedürfniss zurückzuführen sein. Ob auch das mangelhafte Wachsthum der Objectträgerkulturen damit im Zusammenhang stehe, will ich nicht behaupten. Die Experimente von Klebs über das Sauerstoffbedürfniss sind so vortrefflich, dass an seinen Resultaten nichts geändert werden kann. Meine Versuche beweisen aber ebenso gut, dass wir noch nicht im Stande sind, allgemeine Schlüsse zu ziehen. Zum gleichen Resultate führte

mich die Ueberlegung betreffs der Transpiration. Vorerst muss ich darauf hinweisen, dass *Mortierella van Tieghemi* einen schwachen, aber doch nachweisbaren positiven Hydrotropismus besitzt. Das Mycel sucht den optimalen Feuchtigkeitsgehalt, der ziemlich hoch (98—99 %) liegt, auf. Es ist kein Zweifel, dass für die Bewegung der Stoffe, die im Luftmycel und den Sporangienträgern vorhanden ist, die Transpiration nothwendig ist. Sie muss aber für *M. van Tieghemi* nur einen geringen Betrag ausmachen, um zu genügen. Dass diese geringe Transpiration der auslösende Reiz für die Sporangienbildung sei, ist bei *M. van Tieghemi* nicht wahrscheinlich. Steigernde Transpiration setzt die Sporangienbildung herunter. Bekanntermassen befördert die erhöhte Temperatur die Transpiration. Es ist also nicht wunderbar, wenn unter diesen Umständen die Sporangienbildung ausblieb. Concentrirte Nährlösungen erschweren die Wasseraufnahme, so dass auch eine geringe Transpiration noch zu stark wirkt, — auch unter diesen Umständen unterbleibt die Sporangienbildung. Dass die Transspiration bei der Anlage und Ausbildung des Luftmycels eine wichtige Rolle spielt, das will ich nicht leugnen.

Van Tieghem führt als bedingenden Factor der Gemmenbildung den Nahrungsmangel an und Klebs weist diesem Factor auch eine Rolle zu bei der Fortpflanzung der Pilze. Ich habe diese Frage für *M. van Tieghemi* auch zu lösen gesucht. Das üppige Auftreten der Sporangienträger bei Mistkulturen könnte in der That mit dem Gedanken an Nahrungsmangel befreunden. Man müsste sich die Erscheinung so vorstellen: Pferdemist enthält so wie so nur ein geringes Quantum von Nahrung. Sobald eine Myceldecke von einer gewissen Ueppigkeit sich entwickelt hat, wird Nahrungsmangel eintreten und derselbe fungirt als auslösender Reiz für die Sporangienbildung. Dass dieser Nahrungsmangel in dem Luftmycel, welches an der feuchten aber nahrungsarmen Glaswand emporkletterte, reichliche Sporangienbildung hervorrufe, diese Ansicht wurde durch die Befunde bestätigt. Wenn aber Nahrungsmangel als Reiz der Sporangienbildung wirkt, warum ergeben die Objectträgerkulturen nur mit grosser Schwierigkeit Sporangienträger, obschon hier der Nahrungsmangel sehr bald eintritt? Zum Studium dieser Frage stellte ich verschiedene Experimente an:

1. Pferdemist in Glasdosen, sehr feucht gehalten.
2. Pferdemist in Glasdosen, deren Wände mit Filtrirpapier

ausgeschlagen waren. Das Filtrirpapier tauchte in Wasser ein.

3. Gleiche Kulturserie. Das Filtrirpapier war mit einer Nährlösung (1% Pepton, 0,25% K, 0,2% Citronensäure) getränkt.

Die erste Serie zeigte nach 10 Tagen eine normale Vegetation. Die Mistoberfläche war nur mit einer dünnen Myceldecke überzogen; dagegen breitete sich an den Glaswänden ein sehr üppiges Mycelium aus, welches eine Unmenge Sporangienträger lieferte. Die zweite Serie wies nur wenige Abweichungen von der ersten Serie auf. Im Allgemeinen waren die Kulturen der ersten Reihe bedeutend üppiger als diejenigen der zweiten Reihe. Aber auch bei den zweiten Kulturen waren die Sporangienträger sehr stark ausgebildet. Die dritte Serie, wo dem Pilze eine bedeutendere Nahrungsmenge geboten wurde, als es in den übrigen Kulturen der Fall war, wies keine Abweichungen auf.

Im März 1899 stellte ich folgende Versuche an. Als Kulturgefässe wählte ich Cylindergläser von 15 cm Höhe und 5 cm Durchmesser, mit aufgeschliffenem Glasdeckel. In jedes wurde ein Pferdeapfel gebracht und dazu Wasser bis zu einer ½ cm hohen Schicht gegossen. Dann wurde sterilisirt und ausgesät. Wie die Vegetation sichtbar war und bevor das Luftmycel an die Glaswand übertrat, wurde der obere Theil des Gefässes mit einem Streifen Filtrirpapier ausgekleidet, das in Nährlösung eingetaucht worden war. Jeden Tag spritzte ich auf dieses Filtrirpapier soviel Nährlösung, dass dieselbe an der Glaswand herunterfloss, ohne das Mycelium wegzuspülen. Auf diese Weise wurde dem Luftmycel stets neue Nahrung zugeführt. Das Mycel wurde in der That in seinem Wachsthume gefördert, aber trotz aller Nahrungszufuhr wurden zur gewohnten Zeit die Sporangienträger massenhaft gebildet, und zwar sowohl an der Glaswand, als auch auf dem Streifen von Filtrirpapier. Damit ist nach meiner Ansicht bewiesen, dass bei *M. van Tieghemi* als auslösender Reiz der Sporangienbildung nicht der Nahrungsmangel zu betrachten ist. Dass derselbe nicht als Ursache der Stielgemmen zu betrachten ist, wie es Van Tieghem für andere *Mortierella*-Arten annimmt, brauche ich nicht weitläufig zu beweisen. Ich mache nur darauf aufmerksam, dass die Stielgemmen sich schon sehr früh bilden, zu einer Zeit, wo noch Nahrung im

Ueberflusse vorhanden ist. Die einzige Wechselbezeichnung zwischen Stielgemmen und Sporangien, die ich beobachten konnte, bestand darin, dass die Stielgemmen da in einer Unmasse entwickelt waren, wo die Sporangienträger entweder unterdrückt oder nur in geringer Zahl vorhanden waren. Trotz den verschiedensten Versuchen gelang es mir nie, die Stielgemmen zu unterdrücken. Sobald das Mycel eine kaum makroskopische Entwickelung erreicht hatte, erschienen schon die Stielgemmen.

Die interessanteste Erscheinung bei der Entwickelung von *M. van Tieghemi* ist das Bestreben, an den Glaswänden empor zu kriechen und dort eine üppige Vegetation zu erzeugen. Welche verschiedenen Bedingungen weist nun wohl die Glaswand gegenüber der Oberfläche eines festen Nährbodens auf? Wenn das Kulturgefäss aus dem Sterilisator genommen wird, und dessen innere Glaswände fast völlig trocken erscheinen, so sind dieselben nach einigen Tagen, wenn die Gefässe nicht in einem zu trockenen Raume stehen, mit feinen Wassertröpfchen besetzt. Diese Erscheinung beruht auf der Adsorption, d. h. auf der Eigenschaft glatter Flächen, Wasserdampf so sehr an sich zu ziehen, dass er zu feinen Tröpfchen verdichtet. Aber nicht nur Wasserdampf, auch Gase, also Luft werden adsorbirt, so dass auf der Glaswand ein Wasser- und Lufthäutchen festgehalten werden. Dass das Wasserhäutchen allein nicht der ausschlaggebende Factor ist, dass lehren mich die Versuche mit der Luftpumpe, wo die Gefässwände auf ihrer inneren Seite mit feinen Wassertröpfchen besetzt waren und dennoch von keinem Luftmycel bekleidet wurden. Man kann freilich einwenden, dass Wasser- und Lufthäutchen mit solcher Energie festgehalten werden, dass die Pilzhyphen nicht im Stande seien, aus ihnen Nutzen zu ziehen, und wenn sie dieselben aufnehmen würden, so könne man nicht einsehen, inwiefern dadurch Luftmycel und Sporangienbildung gefördert würden. Ich muss dazu bemerken, dass es den Pilzhyphen ein Leichtes ist, aus der adhärirenden Wasserschicht Nutzen zu ziehen, wenn sie zu feinen Wassertröpfchen gewachsen ist, und diese Bedingung tritt sehr bald ein, wenn der Feuchtigkeitsgehalt der Luft in den Kulturgefässen genügend ist. Sobald aber die adsorbirte Wasserschicht feine Tröpfchen bildet, werden diese von den adsorbirten Lufttheilchen eine Menge absorbirt haben, so dass ihr Luftgehalt ein ganz beträchtlicher sein muss. Wenn nun diese Wassertröpfchen von den Hyphen aufgenommen werden, sollten da nicht die absorbirten

Sauerstoffmoleküle mehr wirken können als da, wo die Adsorption geringer ist, also auf der Oberfläche des Nährbodens? Man könnte sich die Wirkungsweise auf zwei Wege denken. Der erste mögliche Weg, der unwahrscheinlichere, bestände in einer directen Reizwirkung. Es ist ja denkbar, dass im Plasma ganz bestimmte Pangene bei der Sporangienbildung in Function treten, dass aber die Function durch bestimmte Reize ausgelöst und durch bestimmte Reize zum Stillstande gebracht würde. Könnten nicht in diesem Falle die Sauerstoffmoleküle, wenn auch sie in einer bestimmten Gruppirung in das Plasma gelangten, als auslösender Reiz wirken? Es ist aber noch ein anderer Weg denkbar, auf welchem der von dem adsorbirten Wasser absorbirte Sauerstoff wirken könnte. Dieser Sauerstoff könnte die Athmung erhöhen. Letztere würde in den betreffenden Hyphen Material verbrauchen und dadurch einen localen Nahrungsmangel herbeiführen. Auch die aufgenommenen Wassertheilchen würden den Nahrungsmangel nur noch erhöhen. Der eintretende Nahrungsmangel müsste dann als auslösender Reiz für die Sporangienbildung aufgefasst werden. Aber auch bei dieser Annahme müssen wir nach einem Reize suchen, welcher das Mycel veranlasst, an die Glaswand emporzuwachsen, und da halte ich den Sauerstoffgehalt der Luft immer noch für einen sehr wichtigen, wenn nicht den einzigen Factor. Ich will nicht in Abrede stellen, dass das erste Auftreten einer Lufthyphe durch die (freilich geringe) Transpiration zu Stande kommt, glaube aber, dass der Sauerstoff bei diesem ersten Vorgange nicht ohne Einfluss ist. Dass nicht der Sauerstoff allein als wirkender Factor auftritt, das zeigen die Kulturen in trockener Luft, diejenigen, welche im Thermostaten bei 20° C. gehalten werden und diejenigen, welche auf concentrirten Nährböden gezogen wurden; bei allen war genügend Sauerstoff zur Verfügung; bei den letzteren besass die Glaswand dieselben günstigen Eigenschaften, wie in den normalen Kulturen und doch blieben die Sporangienträger aus und ebenso die üppige Entwickelung des Luftmycels. Die Erscheinung ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass als erste Bedingung eine optimale, d. h. geringe Transpiration vorhanden sein muss, wenn die Auslösung des Reizes oder der Lebenserscheinung stattfinden soll. Es könnte ja denkbar sein, dass durch eine rege Transpiration die Bewegung der Pangene des Protoplasmas so ungünstig wäre, dass auch die günstigste Bedingung den Reiz der Sporangienbildung nicht auszulösen vermöchte.

Wir dürfen nie vergessen, dass die Lebensvorgänge mit einem complicirten Mechanismus zu vergleichen sind, in welchem Tausende von Factoren als bewegende und auslösende Kräfte eingreifen.

Luzern, im Juni 1899.

Nachtrag: Es erübrigt mir noch die angenehme Pflicht meinen herzlichen Dank auszusprechen: Der hohen Behörde des Kantons Luzern für die Einrichtung des Laboratoriums, Herrn Prof. Dr. Klebs für das entgegengebrachte Interesse und Uebersendung der nöthigen Literatur, Herrn Dr. Léger für Zusendung seiner Arbeit.

Literatur.

63. Coemans, Quelques Hyphomycètes nouveaux, I. notice. Bulletins de l'Academie Belgique, 2. sér, XV, p. 536. 1863.

71. Harz, Bull. soc. imp. Nat. Moscou, XLIV, p. 145. 1871.

73. Van Tieghem, Recherches sur les Mucorinées. Ann. d. sc. nat., 5. sér., XVII. 1873.

75. — —, Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ibidem, 6. sér., I. 1875.

76. — —, Troisième mémoire sur les Mucorinées. Ibidem, IV. 1876.

81. Brefeld, Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft IV. 1881.

82. Büsgen, Die Entwickelung der Phycomycetensporangien. Jahrb. f. wiss. Botanik. 1882.

83. Siebenmann, Die Fadenpilze *Aspergillus flavus*, *niger* und *fumigatus*, *Eurotium repens* etc. Wiesbaden 1883.

90. Zopf, Die Pilze. Breslau 1890.

92. Fischer, Phycomycetes. Rabenhorst's Kryptogamenflora, IV. Abth., I. Bd. 1892.

94. Winterstein, Zur Kenntniss der in den Membranen der Pilze enthaltenen Bestandtheile. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XIX, Heft 6. 1894.

95. — Ueber die Spaltungsproducte der Pilzcellulose. Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch., Jahrg. XXVIII, Heft 2. 1895.

95. Bachmann, Ueber *Thamnidium elegans*. Botan. Zeitung 1895.

96. Matruchot, Sur la structure du protoplasma fondamental dans une espèce de *Mortierella*. Compt. rend. hebd., CXXIII. 1896.

96. Léger, Recherches sur la structure des mucorinées. Poitiers 1896.

96. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

97. Lendner, Des Influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des champignons. Ann. d. sc. nat., 8. sér., III. 1897.

98. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. *Sporodinia grandis*. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXII, Heft 1. 1898.

98. Wisselingh, Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXI, Heft 4. 1898.

Figuren - Erklärung.

Tafel IX.

Fig. 1, 3. Luftmycel mit Haftmycel (*a*). 1 = $^{35}/_{1}$.

Fig. 2. Verzweigung des Luftmycel. $^{1200}/_{1}$.

Fig. 4, 5, 6, 7. Anastomosenbildung des Luftmycels. Bei Fig. 5 und 6 sind es 2 Hyphen, bei Fig. 7 sind es 3 (*a*, *b* u *c*). $^{1000}/_{1}$.

Fig. 8, 9. Gabeläste für die Sporangienbildung. $^{440}/_{1}$.

Fig. 10. Unterhalb der Gabelung ist ein Vegetationspunkt (*v*) für den Sporangienträger entstanden. $^{440}/_{1}$.

Fig. 11, 12. Erstes Stadium der Sporangienträger. *v* = Vegetationspunkt. $^{440}/_{1}$.

Fig. 13. Die Vegetationspunkte sind zu keulenförmigen Organen herangewachsen. $^{440}/_{1}$.

Fig. 14. *a* = Lufthyphe. *b* = steril gebliebene Gabeläste. *s* = Sporangiumträger. $^{440}/_{1}$.

Fig. (14), 15. Anlage der Sporangien. $^{440}/_{1}$

Fig. 16. Protoplasmastructur im Sporangiumträger. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 17. Aufgequollene Sporangiumwand. *ex* = Exospor. *ed* = Endospor. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 18. Junge Sporangienträger. $^{150}/_{1}$.

Fig. 19, 20, 21. Sporangien mit Gentianviolett behandelt. $^{1000}/_{1}$. Bei Fig 20 sind die Plasmapolyeder sehr gross.

Tafel X.

Fig. 1—17. Sporangienträger in verschiedenen Stadien der Entwickelung. $^{440}/_{1}$.

Fig. 18. Sporen. *a* = Inhaltskörper. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 19. Unregelmässige Sporen. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 20—25. Entwickelung der Stielgemmen. $^{680}/_{1}$.

Fig. 22. Stielgemme nach Behandlung mit Schwefelsäure. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 26—28. Intercalare Gemmen. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 29, 30. Keimung der Spore.

Fig. 31—34. Keimung der Stielgemme.

Fig. 35. Ende eines Sporangiumträgers mit zerflossener Sporangienmembran (*m*). $^{1000}/_{1}$.

Ueber die Apothecienentwickelung der Flechte *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl.

(Erste Mittheilung.)

Von

Otto V. Darbishire.

Mit Tafel XI.

Die durch die Untersuchungen von Stahl (8) an den Collemaceen erzielten Resultate in Bezug auf die sexuelle Art der Entstehung der Apothecien dieser Flechtengruppe sind von Baur (1) zu Anfang dieses Jahres bestätigt worden.

Hiernach geht das Flechtenapothecium oder, correcter ausgedrückt, das Apothecium des Flechtenpilzes, aus einem Karpogon hervor, dessen unteres Ende schraubenartig gewunden ist und das nach oben in ein Trichogyn ausläuft, welches als Empfängnissorgan die oberen Thallusschichten des betreffenden Lichen durchbricht und frei in die Luft hinausragt. Dieses wird durch ein Spermatium befruchtet und nunmehr wächst ein Theil der Zellen des Karpogonastes, die zusammen als Askogon bezeichnet werden, aus und diese Zellen mit ihren Verzweigungen bilden schliesslich die Asci oder Sporenschläuche. Aus anderen Zellen des Karpogonastes gehen die sterilen Paraphysen hervor.

Stahl verzeichnet das Vorkommen von Trichogynen noch bei einer grösseren Anzahl von Flechten, erwähnt auch kurz die unserer Art, *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. (8, p 42).

Lindau hat vor einigen Jahren die Bildung von Trichogynen bei vielen Lichenenarten neu feststellen können (4). Doch deutet er sie, wie aus einer Erwähnung seiner letzten diesbezüglichen Arbeit weiter unten ersichtlich ist, jetzt nur als Organe, die mit einer rein mechanischen Thätigkeit ausgestattet sind.

Apothecienentwickelung ohne Bildung eines Trichogyns, also auf rein vegetativem Wege, will Krabbe bei den Gattungen

Sphyridium Fw., *Baeomyces* (Pers.) Fr. und *Cladonia* Hffm. beobachtet haben, ferner Fünfstück bei *Peltigera* Ach., *Peltidea* (Ach.) Nyl. und *Nephroma* Ach., ebenso Neubner bei den Calycieen. Wainio dagegen hat, neben anderen Gattungen, auch *Cladonia* Hffm. untersucht und Trichogyne gefunden. Diese entstehen in den ganz jungen Podetien (9, p. 11). Diese Gattungen bedürfen daher noch einer Nachuntersuchung, ehe die bei ihnen herrschenden Verhältnisse als klargestellt angesehen werden können.

Neuerdings hat Lindau (5, p. 24) dem Trichogyn bei allen von ihm untersuchten Flechtenarten, wozu auch unsere *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. gehört, jede sexuelle Function abgesprochen. Er bezeichnet dieses Gebilde als Terebratorhyphe, oder abgekürzt als Terebrator (5, p. 25). Die Thätigkeit der Terebratorhyphe besteht darin, dass die Rinde, welche über der jungen Fruchtanlage liegt, durch die Terebratoren (Trichogyne) abgesprengt wird, so dass die betreffende Anlage an die Oberfläche gelangen kann: „Das Trichogyn ist demnach ein rein vegetativer Theil des Karpogons, wie die Hyphe, aus der das letztere hervorgeht und dient hauptsächlich, vielleicht ausschliesslich, dazu, den Zusammenhang des Rindenplectenchyms zu lockern.“ (5, p. 24).

Eine Besprechung dieser Deutung des Trichogyns und seiner Thätigkeit soll am Ende dieser kleinen Arbeit ihren Platz finden. Ich kann mich nicht mit ihr einverstanden erklären.

Einen nützlichen und wichtigen Begriff hat Lindau mit dem Worte Plectenchym geschaffen, womit er das bei Pilzen und Flechten (und wohl auch bei den meisten Algen) vorkommende Hyphengeflecht bezeichnet (5, p. 28). Statt des unbeholfenen Wortes Pseudoparenchym kann man sich jetzt des Ausdruckes Plectenchym bedienen. Lindau unterscheidet zwei Formen dieses Fadengewebes, das dünnwandige Paraplectenchym oder parenchymatische Plectenchym, sowie das dickwandige Prosoplectenchym oder prosenchymatische Plectenchym.

Wie schon erwähnt wurde, ist *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl., die ich im Folgenden, hauptsächlich wegen ihres gemeinen Auftretens, als Untersuchungsobject gewählt habe, schon von Stahl (8, p. 42) und Lindau (4, p. 25) als mit Trichogynen ausgestattet erwähnt worden.

Physcia pulverulenta (Schreb.) Nyl.

Aeusserer Aufbau.

Die Flechte, die ich für meine erste Mittheilung über die Entstehung und Entwickelung der Frucht des Lichenenpilzes gewählt habe, *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl., kommt sehr häufig auf der Rinde von Bäumen, auf Steinen und auch auf Moos vor.

Nach den älteren Systemen würde sie zu den Laubflechten gestellt werden, nach der neueren Eintheilung von Reinke zu den *Parmeliales*. In beiden Fällen ist die Stellung der Gattung in der Familie der Parmeliaceae etwa die gleiche.

Der Thallus unserer Flechte ist laubartig und flach ausgebreitet (Fig. 1, Taf. XI; siehe auch Reinke 7, p. 209 (407), Fig. 129). Am Rande ist er etwas buchtig-gelappt, wobei die Lappen 0,3 bis 1 mm breit werden. Er hat, wenn er an freistehenden und ziemlich gleichmässig beleuchteten Stellen wächst, eine ziemlich regelmässige rosettenförmige Ausbildung nach allen Seiten.

Seitlich überwuchern die verschiedenen Thalluslappen die ihnen benachbarten Thallusabschnitte. Vom Rande weiter zurück wird die Oberfläche der ganzen Pflanze ziemlich wellig und uneben. Die Zertheilung in schmale Lappen verliert sich allmählich und nur hier und da findet eine Neubildung von Lappen mitten im älteren Thallus statt.

Die Apothecienanlagen werden nur in jungen Thallusabschnitten gebildet. Da nun, wie gesagt, auch ältere Theile neu aussprossen können, so nimmt es nicht Wunder, dass man später zwischen älteren Apothecien auch ganz junge findet.

Die Spermogonien, die scheinbar nur eine kurze Lebensdauer besitzen, während die Apothecien mehrere Jahre existiren können, werden gleich hinter den Apothecienanlagen, vom Thallusrande ausgehend, gebildet.

Auf der dem Substrate anhaftenden Thallusunterseite befindet sich ein dichter Filz schwarzer Wurzelfasern. An Stellen, wo sich benachbarte Thalluslappen gegenseitig überwuchern, dringen solche Haftbündel auch in die oberen Rindenschichten der überwucherten Thalli ein, wobei diese mit ihren Gonidien zu Grunde gehen.

Innerer Aufbau des Thallus.

Der Thallus von *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. zeigt folgenden, einfachen Aufbau. Es lassen sich Oberrinde, Gonidienschicht, Markgewebe und Unterrinde unterscheiden.

Die Oberrinde ist ein stets lückenlos verbundenes Plectenchym und erreicht eine Dicke von 50—100 μ (Fig. 3, Taf. XI). In der Regel lässt sie sich in drei, stets aber in zwei Schichten auflösen.

Der innere Theil der Oberrinde besteht aus ziemlich wirr durcheinander verlaufenden Hyphen, die dem losen Markgewebe entsprungen sind, dann zwischen den Gonidienhaufen sich hindurchgedrängt haben um ausserhalb dieser die Rinde zu bilden. Die Hyphen dieses Rindentheiles sind etwa 4—8 μ breit und besitzen eine Zellweite von 3—5 μ (Fig. 3, Taf. XI). Nach aussen hin legen sich die einzelnen Hyphenenden zusammen und, indem sie bis zu einer Tiefe von 10—25 μ einen braunen Farbstoff ausscheiden, bilden sie eine 10—25 μ dicke braune Schicht. Die Hyphen sind hier 8—10 μ dick, während das Lumen der Zelle etwa 1,5—2 μ weit ist. Auf dieser zweiten Rindenschicht, mit welcher nach der Thallusoberfläche zu die lebenden Gewebe der Flechte abschliessen, liegt oft unregelmässig zerrissen und nicht selten an einigen Stellen fehlend, die dritte und äusserste Rindenschicht. Sie ist weisslichglänzend, abgestorben und nur mit Mühe lässt sich erkennen, dass ihre Hyphen mehr oder weniger parallel zur Thallusoberfläche laufen. Sie stellt den Rest einer älteren Rinde dar, während die zwei darunter liegenden Rindenschichten stets jünger sind. Die ältere, äussere Rinde wird etwa 9—24 μ dick. Ihre einzelnen Elemente sind meist nicht mehr deutlich zu unterscheiden.

Die 18—40 μ, an manchen jungen Stellen aber kaum 8—10 μ dicke Unterrinde des Thallus, mit welcher die ganze Flechte dem Substrat scheinbar nur lose aufliegt, aber doch ziemlich fest anhaftet, besteht aus ganz lückenlos verflochtenem Plectenchym, deren einzelne Hyphen meistens fast bis zur Unkenntlichkeit schwarzbraun gefärbt sind. Sie laufen mehr oder weniger parallel zur Thallusfläche. Ihre Dicke schwankt zwischen 7 und 10 μ, während ihre Zellweite kaum 0,5 μ beträgt. Nach dem Substrat zu entspringen dieser Schicht, welche ziemlich scharf gegen das hellere und loser gewebte Markgewebe abgegrenzt ist, grosse Haftaserbündel, die aus dunkel gefärbten Hyphen bestehen. An ihrer

Ursprungsstelle sind diese Wurzelfasern am stärksten und durch fortwährende Verzweigung werden sie nach unten dünner und dünner.

Gleich unter der Oberrinde dehnt sich parallel zur Thallusoberfläche das Gonidienlager der *Cystococcus*-Zellen aus (Fig. 2 und 3). Die Gonidien bilden in ihrer Gesammtheit eine im Ganzen fortlaufende Schicht, streng genommen besteht letztere aber aus seitlich durch Hyphengewebe von einander getrennten einzelnen Gonidienhaufen. Nach oben liegen in jedem Gonidienhaufen die Gonidien in der Regel am dichtesten, während sie nach unten ziemlich verstreut und auch einzeln im Marke vorkommen. Sie sind kugelrunder Gestalt und messen 5—10, seltener bis 12 μ im Durchmesser, letzteres meist nur in älteren, nicht mehr intensiv wachsenden Thallusabschnitten. In jüngeren Theilen, wie z. B. im Thallusrande eines Apotheciums (Fig. 9—13), beträgt ihre Grösse meist etwa 3,5—8 μ. Hier liegen die einzelnen Algenzellen auch sehr eng zusammen.

Loses Markgewebe erfüllt den übrigen Raum im Thallus. Die von weiten Lücken umgebenen Hyphen sind 3,5—6 μ dick, mit einer Zellweite von 1—2 μ. Die ganze Schicht ist 36—120 μ tief. Ihre Hyphen verlaufen ziemlich wirr durcheinander, doch kann man eine gewisse Richtung des Verlaufes nach dem Rande hin und parallel zur Thallusoberfläche erkennen. Einzelne Fäden drängen sich in die Gonidienhaufen hinein, um hier mit den einzelnen Algenzellen in Verbindung zu treten, andere gelangen zwischen den Gruppen hindurchwachsend bis zur Rinde, welche durch reichliche Verzweigung von Seiten der Hyphen aus ihnen hervorgeht.

Das primäre Wachsthum findet am Rande statt. An dieser Stelle ist der Thallus kaum 70—80 μ dick. Etwa 25—30 μ hinter der Randspitze (Fig. 2, Taf. XI), läuft die Gonidienschicht aus und mit ihr auch die Schicht der schwarzbraunen inneren Rindenfäden. Ein gleiches geschieht mit der dunkelen Unterrinde. Der Rand besteht aus einem hellen Gewebe, das mit dem Marke zusammenhängt und das die anderen Gewebe nach dem Rande zu abschliesst. Die einzelnen kurzzelligen Fäden sind 5—10 μ breit und haben eine Zellweite von 2—3 μ. Weiter zurück geht aus dieser nicht differenzirten Gewebskappe unterseits die schwarze Unterrinde und oberseits das helle, als primäre Rindenschicht zu bezeichnende Plectenchym hervor. Währenddem haben sich einzelne Fäden

schon zur Bildung der secundären Rinde zusammengethan, deren äussere Fäden sich zuerst hellbraun und allmählich etwas dunkeler färben. Darunter dehnt sich in einer Ebene parallel zur Thallusoberfläche die Gonidienschicht aus. Soweit es ihr die Hyphen des Flechtenpilzes gestatten, dehnt sich die Gonidienschicht stets unbegrenzt in einer Ebene aus, auf welche die Strahlen des Lichtes mehr oder weniger senkrecht fallen. Nach der Unterrinde hin bildet der allmählich eintretende Lichtmangel die Grenze, während nach oben zu das feste Plectenchym der Rinde eine zu emsige Vermehrung der Gonidien verhindert.

Die primäre Rinde besteht bald nur aus todten Elementen und obgleich sie einer ziemlichen Ausdehnung fähig ist, reisst sie doch schliesslich, denn die secundäre dehnt sich seitlich fortwährend aus, indem sich neue Markhyphen in das Rindenplectenchym hineindrängen und sich da im wahren Sinne des Wortes breit machen. Auf diese Weise findet die Zunahme der Oberflächenausdehnung des ganzen Thallus statt. Die Thallusrandpartien erscheinen durch das Abwerfen der primären Rinde stets etwas bereift.

Die äussere, helle Oberrinde (Fig. 3, Taf. XI), ist später nicht primären, sondern secundären, tertiären Ursprunges u. s. w., indem im ganzen Leben einer Flechte scheinbar mehrere Rindenschichten abgeworfen werden. In älteren Theilen findet man in der hellen Aussenrinde auch Fäden, die senkrecht zur Thallusfläche verlaufen und offenbar mit den darunterliegenden Rindenschichten in Verbindung gestanden haben. Die äussere, abgestorbene Rinde könnte sich nie soweit ausdehnen, um mit der Flächenzunahme des Thallus Schritt zu halten. Sie reisst daher und die sich ausdehnende untere braune Schicht nimmt wahrscheinlich in der nächsten Vegetationsperiode die Stelle der hellen äusseren Rinde ein, während sie selbst durch nachwachsende Hyphen aus dem Thallusmarkgewebe ersetzt wird.

Die helle äussere Rinde bildet einen Schutz gegen den Einfluss zu starken Temperaturwechsels und zu starker Transpiration bei eintretender Trockenheit, während die braunen Hyphen darunter die grünen Algengonidien vor zu starkem Lichte schützen.

Ueber die Entwickelung des Apotheciums.

Wie schon kurz gesagt, werden die Apothecien in den jüngeren Thallusabschnitten, und zwar in deren Rändern angelegt. Zu den

jüngeren Abschnitten gehören sowohl die an der Peripherie der ganzen Flechtenpflanze wachsenden Thalluslappen, als die mitten auf dem älteren Thallus entstehenden Sprosse (Fig. 1a, Taf. XI).

Das Apothecium entwickelt sich aus einem Karpogon, dessen erste Entstehung ich jedoch nicht habe beobachten können. Die jüngsten Stadien stellten alle scheinbar schon fertig ausgebildete Karpogone dar. An einem einzigen kleinen Lappen finden sich nach ungefährer Schätzung 700—1200 Karpogone, von denen jedoch ein äusserst geringer Theil überhaupt zur Bildung einer Frucht gelangt.

Selten genug bekam ich Karpogone zu Gesicht, die noch nicht zur Apothecienbildung geschritten, oder nicht schon verblüht waren. Erstere sind an ihrem dichten Plasma zu erkennen. Falls sie aber verblühen, ohne eine Frucht anzulegen, sind sie bloss noch undeutlich an der Gestalt und Lagerung der Zellen zu erkennen.

Der Aufbau des Karpogons bei unserer Art zeigt gegenüber den anderen Arten keine neuen Eigenthümlichkeiten, dennoch scheint mir eine Beschreibung desselben nothwendig.

Das ganze Karpogon besteht aus 30—40 Zellen. Es entsteht aus einer dem losen Marke entspringenden Hyphe, welche in der Regel das Karpogon gleich unter einem Gonidienhaufen trägt. Der untere Theil des Karpogons wird von einer zwei- bis viermal gewundenen oder unregelmässig verschlungenen Zellreihe gebildet, deren Zellen mehr oder weniger kugelrund sind und einen grössten Durchmesser von etwa 10—12 μ besitzen. Sie sind mit Plasma dicht angefüllt und besitzen einen leicht sichtbaren Kern. Nach der Trägerhyphe im Marke hin werden die Zellen des Karpogonastes schmäler und länger. Ihre Breite beträgt etwa 3—5 μ. Auch sie enthalten reichliches Plasma, ebenso wie sich die Trägerhyphe, nach Anwendung von Färbemitteln, durch stärkeren Plasmagehalt von den benachbarten rein vegetativen Markhyphen unterscheidet. An dem oberen Ende gehen die rundlichen, grösseren Zellen der Karpogonwindung ebenfalls in schmälere aber längere Zellen über, welche den als Trichogyn bezeichneten Zellfaden bilden. Dieser windet sich zwischen zwei benachbarten Gonidienhaufen hindurch, bis zur Rinde, über deren oberster Schicht er noch um etwa 30 μ, im höchsten Falle, hinausragt. Die Zellen des Trichogyns, gleichfalls plasmareich, sind lang und schmal. Die untersten sind etwa 4—5 μ breit, höher hinauf ist der Tricho-

gynfaden kaum 3 μ breit, während das frei hervorragende Ende 3,5 – 4 μ breit wird. Das letztere besteht aus einer Zelle, deren unteres Ende stets noch in der Rinde liegt. Der besonders grosse Kern liegt in dem oberen, freien Theile. Die Zellen aller Theile des Karpogonastes sind mit den nächsten vorderen und nächsten hinteren Zellen durch einen sehr feinen, aber doch stets deutlich erkennbaren Plasmafaden verbunden (Fig. 3, Taf. XI). Jede Zelle hat einen Kern.

Es ist wichtig hier den Verlauf des ganzen Trichogyn-Zellfadens genau festzustellen. In der Regel nimmt derselbe, von dem gewundenen unteren Theile des Karpogonastes seitlich ausgehend, also unterhalb eines Gonidienhaufens, den nächsten Weg zwischen den Algengruppen nach der Thallusoberfläche. In den allermeisten Fällen befinden sich Trichogynfaden und Karpogonschraube auf verschiedenen senkrecht zur Thallusoberfläche stehend gedachten Linien. Meistens biegt der Trichogynfaden bei der zunächst liegenden Spalte in der Gonidienschicht nach der Rinde zu ab (Fig. 3, Taf. XI). Gar nicht selten jedoch wächst der Faden erst eine geringe Strecke parallel zur Thallusoberfläche, ehe er nach der Rinde zu ausbiegt. Nie ist auch dann sein Verlauf ein ganz gerader, denn bei seiner Entstehung hat er sich durch die Rindenfasern hindurchdrängen müssen.

Es ist klar, dass der Faden an die Oberfläche gelangen will und muss, auch wenn er erst auf Umwegen sein Ziel erreichen kann. Es ist kaum mit grossen Schwierigkeiten verbunden, sich durch die Rinde hindurch zu arbeiten, da die Trichogyne ganz am Rande entstehen, wo das Gewebe jung ist und nicht so fest verklebt wie in älteren Theilen.

Verschiedentlich habe ich an jüngeren Trichogynspitzen, deren freies Ende offenbar klebrig ist, Spermatien sitzen sehen, die sich meist mit Haematoxylin gut färbten. Wegen ihrer sehr geringen Breite jedoch, die nur zwischen 0,3 und 0,4 μ schwankt, war es bisher unmöglich zwischen dem Plasma des Trichogyns und eines Spermatiums irgend eine Verbindung festzustellen. Nicht selten findet man jedoch an älteren Trichogynen, die ganz oder fast ganz plamsaleer sind, kleine Gebilde hängen, die ich für aufgeschwollene Reste von alten Spermatien halte, die mit dem betreffenden Trichogyn copulirt haben. Sie lassen sich von dem letzteren nicht lostrennen.

Nie fand ich mehr wie einen solchen alten Rest eines Spermatiums an einem Trichogyn, obgleich frische Spermatien meist in der Mehrzahl demselben anhafteten. Ganz selten jedoch lässt sich ein Trichogyn im älteren Stadium mit dem dazu gehörenden, unteren Karpogonende zusammenbringen, weil, wie oben schon hervorgehoben wurde, diese beiden Theile sehr schwer auf einem Schnitte zu bekommen sind, da sie in verschiedenen verticalen Ebenen liegen. Stets war dann über der Fruchtanlage das Trichogyn mit einem Spermatiumrest behaftet.

Aus diesen wenigen Bemerkungen kann man schon, nach Analogie mit den Collemaceen, schliessen, dass bei *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. dem Trichogyn die Function eines Empfängnissorganes zukommt, das durch die Spermatien befruchtet wird. Trichogyne, deren untere Windungen sich nicht weiter entwickelt hatten, trugen keine Spermatien.

Das Karpogon scheint als solches nur eine kurze Lebensdauer zu haben, was wir übrigens bei entsprechenden Organen bei anderen Pflanzen wohl fast immer finden. Entweder findet Befruchtung statt oder die Zellen verlieren ihren dichten Plasmainhalt und sind später nur noch an ihrer Gestalt und Lagerung zu erkennen. Allmählich gehen sie scheinbar wieder in das Markgewebe über, indem sie auch zum Theil von den in Entwickelung begriffenen Apothecien bei Seite gedrängt werden.

Ist ein Karpogon befruchtet worden, so scheint die weitere Entwickelung ziemlich langsam fortzuschreiten. Denn alle weiteren Stadien erhält man auf Schnitten leicht, obgleich von 1000 Karpogonen kaum zwei oder drei zu Fruchtanlagen werden. Nur ein Karpogon nimmt an der Bildung eines Apothecium theil, während die benachbarten scheinbar sehr schnell „verblühen".

Die Wirkung der Befruchtung macht sich zuerst dadurch bemerkbar, dass die grossen, mittleren Zellen der Karpogonschraube an Dicke zunehmen und durch breite Plasmabrücken miteinander in Verbindung treten, so dass sie schliesslich fast eine vielkernige Zelle darstellen, in deren bauchigen Anschwellungen je ein Kern liegt (Fig. 6, Taf. XI). Aus diesen Zellen gehen reich verzweigte Zellen hervor, deren Endverzweigung die Sporenschläuche oder Asci sind, sie werden daher zusammen als Askogon bezeichnet. In dem Askogonabschnitt scheinen nach der Befruchtung keine Quertheilungen stattzufinden.

Zwischen dem Askogon und der Traghyphe liegen einige Zellen, welche im unbefruchteten Karpogon länger und schmäler als die Askogonzellen waren. Sie scheinen ursprünglich nur gering an Zahl zu sein. Nach der Befruchtung scheinen sie sich, wie schon aus ihrer kürzeren Gestalt hervorgeht, quer zu theilen. Aus diesen, und zwar zuerst nur aus diesen Zellen gehen die sterilen Zellfäden hervor, welche die ganze Fruchtanlage, abgesehen von den darin sich entwickelnden Askogonzellen, bilden. Ihre Endverzweigungen bilden schliesslich die Paraphysen des reifen Apotheciums. Sie bilden das ganze Grundgewebe der Frucht, in dessen unterem Theile (Hypothecium) die Asci angelegt werden, in dessen oberem Theile (Thecium) dieselben zur vollständigen Ausbildung gelangen. Da aus ihnen nur Paraphysen hervorgehen, habe ich sie der Kürze halber im Folgenden öfters als Paraphysogone bezeichnet.

Der alte Schwendener'sche Satz, dass Paraphysen und Schläuche getrennten Ursprunges sind, hat sich hier also abermals bewahrheitet. In Uebereinstimmung mit dem, was Baur bei *Collema* beobachtet hat, konnte ich auch hier feststellen, dass die Askogone, wie schon bemerkt, durch breite Plasmabrücken miteinander verbunden werden, während ein nur ganz feiner Plasmafaden die Zellen der Paraphysogone verbindet. Bei *Collema* finden die ersten weiteren Theilungen der Askogonzellen quer zur Längsrichtung des ganzen Karpogonfadens statt, wobei die zur Bildung gelangenden Querwände nicht durchbohrt sind (1, p. 366). Bei unserer Art dagegen findet die erste Theilung jeder Askogonzelle parallel zur Längsachse des Karpogonastes statt, die also gebildeten Zellen wachsen dann zu dem reichlich verzweigten Zellsysteme aus, aus deren Endverzweigungen schliesslich die Sporenschläuche hervorgehen.

Die Askogonzellen sind bald von einem dichten Gewebe steriler Zellen umgeben, deren Richtung im Fadenverbande schon jetzt auf ein Durchbrechen der Gonidienschicht hinweist (Fig. 5, Taf. XI). Die sterilen Zellen treten mit den sie umgebenden Markhyphen nicht in Verbindung. Häufig kann man noch seitlich von der Fruchtanlage den Rest des Trichogynfadens entdecken (Fig. 5, Taf. XI). Was sein späteres Schicksal ist, konnte ich nicht feststellen. Abseits vom Apothecium scheint er zu Grunde zu gehen. Die Zellen schwellen an und verlieren dann ihren Inhalt.

Während die sterilen paraphysogenen Zellreihen direct an einer Stelle sich mehr oder weniger keilförmig in die Gonidienschicht

hineindrängen, hier und da auch eine Gonidie mit umringen, sprossen die Askogonzellen und deren Verzweigungen tüchtig weiter. Aus jeder Askogonzelle geht, wie gesagt, nur eine Zelle hervor, die sich weiter theilt, die andere Zelle bleibt noch lange als grosse Zelle sichtbar, verschwindet aber später im Gewebe des Hypotheciums. Aus den Askogonzellen geht schliesslich ein reichlich verzweigtes System von zum Theil ziemlich grossen, plasmareichen Zellen hervor, das sich im unteren Theile der Fruchtanlage, von der Mitte derselben ausgehend, nach der Peripherie hin ausdehnt (Fig. 7 u. 8, Taf. XI).

Inzwischen hat sich die ganze Anlage durch die Thätigkeit des sterilen Gewebes allmählich einen Weg durch den Gonidienhaufen gebahnt, indem die dabei an solchen Stellen ziemlich starke Ausdehnung der Thallusoberfläche eine wichtige Rolle spielt.

Wie schon gesagt, dehnt sich die Rinde durch allmähliches Einschieben neuer Markhyphen zwischen die alten Rindenfasern aus. Der Druck der jungen sich entwickelnden Anlage mag zuerst noch so gering sein, er macht sich doch durch eine Ausbuchtung auf der Thallusfläche bemerkbar. Um keinen Riss entstehen zu lassen, wachsen fortwährend neue Markhyphen zwischen die alten Rindenfasern hinein.

Eine Ausdehnung der Thallusoberfläche würde auch eine Ausdehnung der Gonidienschicht bewirken müssen. Durch die sich seitlich ausdehnende Rinde wird auch sie auseinander gezogen. Doch sowie die Gonidien auseinander weichen, wächst die junge Fruchtanlage in die lose Gonidienlage hinein.

Die bei Seite gedrängten Gonidien finden nun Gelegenheit, sich in einer Richtung parallel dem Verlauf der Paraphysen auszudehnen, da bei der Hervorwölbung des ganzen Thallus durch die wachsende Fruchtanlage auch für sie neuer Platz geschaffen ist. Sie erwachen zu neuem Leben und rapide Theilung findet statt, was sich schon an dem kleinen Durchmesser der einzelnen Algenzellen erkennen lässt (Fig. 9—13, Taf. XI).

Die Anlage ist jetzt ziemlich an die Oberfläche gelangt. Die Zellen des Askogons bilden nun ein deutliches plasmareiches Gewebe im Grunde der Anlage, umgeben von den unteren Enden der Paraphysen, die schon deutlich senkrecht zur Thallusoberfläche verlaufen. Am Rande erheben sich die letzten Auszweigungen des Askogons ein wenig. Zusammen mit den sterilen Zellfäden bilden sie einen schüsselförmigen Gewebecomplex im unteren Theil der

Fruchtanlage, dem Hypothecium. Einige Endverzweigungen des Askogons ragen schon in das Paraphysengewebe hinein, doch stellen diese keineswegs jetzt schon Schläuche dar. Nicht selten kann man an ihnen Verzweigung wahrnehmen. Doch scheinen sie nie mit irgend welchen nicht von derselben Askogonzelle abstammenden Zellen in Verbindung zu treten. Aus diesen Verzweigungen erst gehen möglicher Weise dann die Asken hervor.

Die ganze Anlage hat nun einen Zustand erreicht, wo sie an die Oberfläche gelangen kann.

Die Spitzen der Paraphysen schieben sich nun, erst vereinzelt, dann zu mehreren zwischen die Rindenfasern der über der Anlage gewölbten Thallusoberfläche ein, in der Weise, dass die Spitzen der Paraphysen mit der braunen Schicht der Rinde schliesslich ununterbrochen fortlaufen (Fig. 9—12, Taf. XI).

Ausserhalb dieser continuirlichen Schichten wird nun innerhalb der äusseren hellen Rinde und über der organischen Mitte der Fruchtanlage eine krystallartige und körnige todte Substanz ausgeschieden (Fig. 9, Taf. XI). Diese gelbe, körnige Substanz wird von den Spitzenzellen der Paraphysen gebildet, die sich dann auflösen und die Masse verkrümelt sich, wodurch ein Riss der Aussenrinde herbeigeführt wird. Da jedoch auch das Nachbargewebe der Rinde mit von der Ausdehnung der Fruchtanlage beeinflusst wird, so trägt auch dieses in einem gewissen Kreise um die Anlage zur Bildung der körnigen Substanz bei, wenn auch in geringem Maasse. Uebrigens kommen diese körnigen Ausscheidungen auch in anderen Rindentheilen vor, wo sie jedenfalls mit dazu beitragen, die alte äussere Rinde abzuwerfen. Bei der seitlichen Ausdehnung der Rinde über der Thalluserhebung kann sich diese Stelle natürlich nicht mit ausdehnen und reisst daher (Fig. 10, Taf. XI).

Die Anlage ist hiermit an die Oberfläche gelangt durch einen Riss nur in der äusseren, meist todten Rinde, während die innere nicht durchbrochen wird. Das Apothecium dehnt sich nunmehr so rasch seitlich aus, dass dasselbe sich aus dem Thallus emporhebt und nur durch einen Stiel mit demselben im Zusammenhang bleibt. Durch diesen Stiel sind die Gonidien, Rinden- und Markschichten der Frucht und des Thallus in Verbindung geblieben.

An dem nunmehr offen daliegenden Apothecium können wir jetzt folgende Theile unterscheiden (Fig. 14, Taf. XI). Das vegetative Thallusgewebe, das den Stiel des Apotheciums bildet, umgiebt ringsherum die fertilen Schichten als Thallusrand, der Gonidien-

enthält. Diese finden sich unterhalb des Apotheciums selbst nur ausnahmsweise und vereinzelt. Nach der von mir früher angewandten Terminologie (siehe Engler u. Prantl, 3, p. 41) lässt sich das von dem Thallusrande umrandete eigentliche Apothecium in folgende Theile zerlegen. In dem Thecium befinden sich die Paraphysen und Schläuche. Beide entstehen im Hypothecium. Dieses besteht aus einem wirren Gewebe von sterilen Zellen, denen die Paraphysen entspringen, und den Endverzweigungen des Askogons, an denen seitlich die Sporenschläuche entstehen. Diese wachsen dann in das Thecium hinein (Fig. 14, Taf. XI).

Nicht selten nehmen auch im späteren Alter eines Apotheciums gewöhnliche Markhyphen an der Paraphysenbildung mit Theil, indem sie einfach in das Hypothecium hinein wachsen. Oft lassen sie sich bis in das Thecium verfolgen.

Nach oben zu werden die schmalen, langzelligen Paraphysen breiter und kurzzelliger und bilden eine braune Schicht, die ähnlichen Aufbau zeigt wie die braune Rindenschicht, mit der sie auch continuirlich ist. Diese braune Schicht oder das Epithecium bildet die Scheibe der Frucht und ihre Flächenausdehnung wird in derselben Weise zu Stande gebracht wie die Flächenzunahme bei der gewöhnlichen Thallusrinde. Auf dem Epithecium liegt oft noch als Bereifung ein Rest älterer Rindenschichten und Reste der gelben, körnigen Substanz.

Zur Seite des Theciums bilden die letzten Paraphysen eine kaum unterscheidbare Schicht von etwas enger gewobenen Fäden, das Parathecium. Am Rande wird auch noch bei älteren Apothecien die gelbe, körnige Substanz gebildet, was auf der Scheibe nach meinen Beobachtungen nicht der Fall ist.

Jeder Schlauch legt ursprünglich je 8 Sporen an, doch kommt oft nur eine geringere Anzahl zur Entwickelung. Jede Spore ist zweizellig, mit einem Kern in jeder Zelle.

Ueber das weitere Wachsthum des Apotheciums möchte ich noch sagen, das der Thallusrand hauptsächlich direct neben dem Parathecium mitwächst. Die Gonidien sind klein und die Rinde ist ziemlich dünn. Im unteren Abschnitt, im Stiele, findet später wohl kein oder nur ganz geringes Wachsthum statt.

Zusammenfassung.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass die Art und Weise, wie das Apothecium durch die Thätigkeit seiner Paraphysen an die Oberfläche kommt und sich später in seiner Fläche ausdehnt, vollständig dem Wachsthum der Rindenfasern in den Rindenschichten des vegetativen Thallus entspricht. Die Thätigkeit des Trichogyns spielt hier bei *Physcia pulverulenta* wenigstens keine Rolle. Diese ist zu Ende gegangen, nachdem eine Befruchtung desselben durch ein Spermatium stattgefunden hat. Es verschwindet daher meist bald nach der stattgehabten Befruchtung.

Zugleich möchte ich hier zu dem von Lindau vorgeschlagenen Ausdruck Terebratorhyphe und der damit verbundenen Deutung des Trichogyns Stellung nehmen. Denn auch *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. rechnet Lindau mit zu den Flechten, deren Trichogyn eine Terebratorhyphe darstellt.

Lindau bezeichnet das Trichogyn als Terebratorhyphe, weil er meint, dass dieses Organ sich einen Weg durch die Rinde bohrt, damit die Fruchtanlage dann später im Laufe ihrer Entwickelung die Rinde durchbrechen kann.

Dagegen möchte ich in Bezug auf unsere Art Folgendes einwenden: Das fragliche Organ, das Trichogyn, ist ein von dichtem Protoplasma strotzendes Zellgebilde, wie man es zur Ausübung einer blossen mechanischen Thätigkeit kaum erwarten würde. Bei einem bohrenden Organ würde man geringe Zellweite und feste, dicke Membran erwarten. Das Trichogyn scheint daher als Bohrorgan nicht gerade sehr gut ausgerüstet zu sein.

Aus der Beschreibung des Aufbaues der Rindenschichten und der Art der Oberflächenzunahme des ganzen Thallus bei *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. geht hervor, dass ein Durchwachsen der Rinde sehr leicht zu bewerkstelligen ist. Fortwährend drängen sich kleine, aber dickwandige Hyphen zwischen die alten Rindenfasern hinein. Dies geschieht gleichmässig oder, besser gesagt, nach gewissen Regeln über der ganzen Thallusfläche und ist die Hauptursache der Oberflächenausdehnung der ganzen Flechte. Wenn an einer Stelle das Einschieben nicht Schritt hielte mit dem an einer anderen, so müsste an der ersteren ein Riss entstehen, falls sie ringsum von sich ausdehnendem Gewebe umgeben wäre. Ueber der jungen Fruchtanlage finden sich schliesslich keine Hyphen mehr, welche sich in die Rindenschicht einschieben können,

es findet aber kein Riss statt, denn die Paraphysen drängen sich in die Rindenschicht hinein. Die äussere, helle Rindenlage wird natürlich durch die emporstrebende Fruchtanlage zerfetzt, denn sie besitzt nicht die Fähigkeit zu wachsen. Das Durchbrechen dieser äusseren Rinde wird durch die Ausscheidung einer körnigen Substanz, die leicht zerbröckelt, wesentlich unterstützt. Nie bemerkte ich die Trichogyne von abgesprengten Rindenfetzen umgeben.

Schliesslich habe ich mehrere Trichogyne beobachten können, die ganz abseits von der eigentlichen Fruchtanlage sich befanden. In den allermeisten Fällen entwickeln sich Trichogyn und Karpogonwindung aber auf verschiedenen zur Thallusoberfläche senkrecht stehenden Linien. Die organische Spitze einer Fruchtanlage liegt in der Regel gleich unter einem Gonidienhaufen, während das Trichogyn um denselben unten herumbiegen muss, um in einer gonidienlosen Spalte entlang an die Rinde zu gelangen.

Bei *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. ist demnach, meines Erachtens, an eine rein mechanische Thätigkeit des Trichogyns im Sinne Lindau's gar nicht zu denken.

Für die Function des Trichogyns als eines Empfängnissorgans spricht neben den im Texte angeführten Gründen schon die Aehnlichkeit im Aufbau nicht allein mit den Collemaceen, sondern auch mit den Florideen.

Der jedenfalls complicirte eigentliche Befruchtungsprocess harrt noch seiner Aufklärung, wenn auch die von Gge. Karsten und Baur vorgeschlagene Deutung ganz wohl möglich ist.

Meine diesbezüglichen Untersuchungen sind noch nicht ganz abgeschlossen, sollen aber in einer zweiten Mittheilung bald Platz finden.

Manchester, Owens College, im Juni 1899.

Literatur-Verzeichniss.

1. Erwin Baur, Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 16, p. 363—367, Taf. 23. 1898.
2. M. Fünfstück, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lichenen. Jahrb. d. k. botan. Gartens u. botan. Museums z. Berlin. Berlin 1884.
3. — —, Lichenes (Flechten). A. Allgemeiner Theil. In Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien I, 1*. 1898.
4. G. Lindau, Ueber die Anlage und Entwickelung einiger Flechtenapothecien. Flora 1888.
5. — —, Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Gyrophora*. Festschr. f. Schwendener. Berlin 1899.
6. E. Neubner, Untersuchungen über den Thallus und die Fruchtanhänge der Calycieen. Wissensch. Beilage zu d. IV. Jahresber. d. k. Gymnasiums z. Plauen i. V. 1893.
7. J. Reinke, Abhandlungen über Flechten. IV. Skizzen zu einer vergleichenden Morphologie des Flechtenthallus. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 70 bis 150 und 359—486. 1895.
8. E. Stahl, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten. I: Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung der Collemaceen. Leipzig 1877.
9. E. A. Wainio, Étude sur la classification naturelle et la morphologie des Lichens du Brésil. Helsingfors 1890.

Figuren-Erklärung.

Tafel XI.

Physcia pulverulenta (Schreb.) Nyl.

Fig. 1. Randpartie eines Thallus. Zu bemerken ist bei *a* der hellere Rand, der durch die primäre Rinde gebildet wird. Gleich dahinter die als Punkte angedeuteten hervorragenden Trichogynspitzen. Auf der Höhe von *b* sehen wir im breiteren Thalluslappen einige Spermogonien. Weiter zurück liegen die Apothecien. Vergr. 6.

Fig. 2. Thallusrand im radialen Verticalschnitte. *a* = helle, äussere Rinde, *b* = dunkele Linie der inneren Rinde, *c* = Gonidienschicht, unter der die Karpogone liegen, deren Trichogyne bis zur Rinde hervorragen. *d* = Markschicht. *e* = schwarze Unterrinde mit Wurzelfasern. Vergr. 50.

Fig. 3. Junges Karpogon vor der Befruchtung. *a* = äusserste helle Rindenschicht. *b* = die braunen, äusseren Hyphenenden und *c* = die helleren, inneren Hyphen der inneren Rinde. *d* = die Gonidien. *e* = das Markgewebe. In diesem entsteht der Karpogonast und nach Bildung der Schraubenwindung bricht das obere Ende als Trichogyn sich Bahn bis ausserhalb der äussersten Rindenlage. Vergr. 1075.

Fig. 4. Alte Trichogynspitze mit einem daranhaftenden alten Spermatium, über einer in der Entwickelung begriffenen Fruchtanlage. Vergr. 1075.

Fig. 5. Junge Fruchtanlage unter der Gonidienschicht im Verticalschnitte. *a* = die das Karpogon tragende Markhyphe. Die einzelnen Zellen der Askogonschraube sind noch zu erkennen, nicht aber der Verlauf der ganzen Windungen. Nach rechts endet das Karpogon in dem unteren Theile des Trichogyns. Der Pfeil giebt die Richtung des letzteren an. Die Askogonzellen wachsen eben aus. Die Paraphysogonzellen sind schon zu einem dichten Fadenknäuel ausgesprosst. Vergr. 1075.

Fig. 6. Theil eines befruchteten Karpogons. Die miteinander verbundenen Askogonzellen sind zum Theil schon schlauchartig ausgewachsen. Vergr. 1075.

Fig. 7. Verticalschnitt durch eine junge Fruchtanlage. Er zeigt die seitlichen Auszweigungen der Askogonzellen. Der unterbrochene Strich giebt den Umriss des Paraphysengewebes nach unten hin an. Vergr. 1075.

Fig. 8. Die Auszweigungen einer Askogonzelle im Horizontalschnitt. Das Kreuz stellt die ungefähre Mitte der ganzen Fruchtanlage dar, während der Pfeil die Wachsthumsrichtung der Askogonzelle angiebt. Vergr. 1075.

Fig. 9. Ein jüngeres Apothecium im Verticalschnitt. Ueber den Paraphysenenden ist in der Rinde eine körnige Substanz ausgeschieden worden. Vergr. 300.

Fig. 10. Ein etwas älteres Apothecium. In der körnigen Masse hat eine Spaltung stattgefunden. Vergr. 200.

Fig. 11. Dasselbe, doch ist die Decke über dem Apothecium vollständig durchbrochen worden. Vergr. 68.

Fig. 12. Dasselbe, hier liegt die Scheibe des Apotheciums fast ganz frei da. Vergr. 68.

Fig. 13. Aelteres Apothecium im Verticalschnitt. Vergr. 43.

Fig. 14. Partie aus dem Thecium eines älteren Apotheciums. *a* = Auszweigungen der Askogonzellen. *b* = Hypothecium. *c* = Paraphysen. *d* = Epithecium. *e* = Markschicht mit Gonidien. Vergr. 1075.

Kulturversuche mit Rostpilzen.

VIII. Bericht (1899).

Von

H. Klebahn.

Mit 8 Textfiguren.

Die Fortsetzung meiner Kulturversuche mit Rostpilzen[1]) hat auch im Sommer 1899 zur Aufklärung der Lebensverhältnisse mehrerer in dieser Hinsicht noch unbekannter Arten geführt, sowie eine Reihe von Angaben früherer Beobachter bestätigt und erweitert. Eine grössere Zahl der diesjährigen Versuche bezieht sich auf die Gattung *Melampsora*, deren genauere Erforschung ich mir in den letzten Jahren zur besonderen Aufgabe gemacht hatte. In der Lösung dieser Aufgabe bin ich dadurch um einen guten Schritt weiter gekommen, dass es mir gelang, die Versuche von Plowright, Nielsen und Rostrup über den Zusammenhang von Weiden-Melampsoren mit den Caeoma-Aecidien auf *Orchis*-, *Evonymus*- und *Ribes*-Arten zu wiederholen, sowie in derselben Pilzgruppe auch eine autöcische Form mit einem bisher übersehenen Caeoma und noch ein weiteres Beispiel von Wirthswechsel mit einem Lärchen-Caeoma aufzufinden. Bis auf den Fall von *Melampsora pinitorqua* und zwei recht unbestimmte Angaben von Schroeter über *Caeoma Alliorum* und *C. Galanthi* habe ich jetzt sämmtliche von den älteren Beobachtern angegebenen Fälle

---

1) Die früheren Berichte über meine Kulturversuche sind in der Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten publicirt worden, und zwar:

I. Bericht	(1892)	Bd.	II, 1892	V. Bericht	(1896)	Bd.	VI, 1896
II. „	(1893)	„	IV, 1894	VI. „	(1897)	„	VII, 1897 und
III. „	(1894)	„	V, 1895			„	VIII, 1898
IV. „	(1895)	„	V, 1895	VII. „	(1898)	„	IX, 1899.

Im Folgenden habe ich dieselben einfach mit der Nummer des Berichts citirt; die in Klammern beigefügte Seitenzahl bezieht sich auf den Separatabdruck, falls dieser besonders paginirt wurde.

von Heteröcie bei *Melampsora*-Arten nachgeprüft, und ich kann gegenwärtig, da an der Richtigkeit des von Rostrup und von Hartig übereinstimmend angegebenen Heteröcieverhältnisses des *Caeoma pinitorquum* nicht zu zweifeln ist, die Gattung *Melampsora* als eine derjenigen Gattungen bezeichnen, die hinsichtlich ihrer wirthswechselnden Arten am besten bekannt sind. Weitere Versuche bezogen sich auf *Thecopsora Padi* und *Aecidium elatinum (Ochropsora Sorbi)*, deren Wirthswechsel durch die diesjährigen Versuche seiner Aufklärung ein Bedeutendes näher gerückt erscheint. Endlich wurden eine Anzahl *Puccinia*-Arten, namentlich solche auf *Carex*-Arten und auf *Phalaris arundinacea*, zum Gegenstande der Untersuchung gemacht.

Für die liebenswürdige Unterstützung mit Pilzmaterial und durch Mittheilungen bin ich folgenden Herren zu Dank verpflichtet: Prof. Dr. G. v. Lagerheim in Stockholm, Prof. Dr. F. Oltmanns und Lehrer Stierlin in Freiburg i. B., Lehrer W. Krieger in Königstein, Rittmeister a. D. O. v. Seemen in Berlin, Lehrer H. Schütte in Elsfleth, Lehrer E. Lemmermann in Bremen, Seminarlehrer G. R. Pieper, Fleischbeschauer Th. Petersen und ganz besonders Lehrer O. Jaap in Hamburg. Die Versuche wurden im Botanischen Garten zu Hamburg ausgeführt, wo mir dank dem Entgegenkommen des Directors, Herrn Prof. Dr. E. Zacharias, die erforderlichen Hilfsmittel in ausgiebiger Weise zur Verfügung standen. Herr A. Reissner besorgte wie bisher die gärtnerische Pflege der Versuchspflanzen, einige von den andern zu isolirende Pflanzen wurden Herrn Hildebrandt in Pflege gegeben. Allen genannten Herren meinen wärmsten Dank!

I. Melampsoren auf *Populus tremula*.

Nachdem ich im vorigen Sommer zu Lokstedt bei Hamburg ein Teleutosporenmaterial auf *Populus tremula* L. gefunden hatte[1]), welches sowohl auf *Larix decidua* Mill., wie auf *Mercurialis perennis* L. und auf *Chelidonium majus* L. Caeoma-Aecidien hervorbrachte, schienen weitere Versuche über die Frage wünschenswerth zu sein, ob wir es in den auf *Populus tremula* lebenden Melampsoren wirklich mit scharf getrennten biologischen Arten zu

1) VII. Ber. p. 145 (31).

thun haben, oder ob es bald mehr bald weniger specialisirte Formen sind, die einer Art angehören, welche sämmtliche in Betracht kommenden Caeoma-Wirthe zu inficiren vermag. Um der Entscheidung dieser Frage näher zu treten, wurden die folgenden Versuche ausgeführt, bei denen theils im Freien gesammelte, theils durch Kultur erhaltene Teleutosporenmaterialien zur Verwendung kamen.

1. *Melampsora Larici-Tremulae* Kleb.

auf *Populus tremula* aus *Caeoma Laricis*, welches 1898 durch Aussaat der *Melampsora* von Lokstedt erhalten war, herangezogen.

Aussaat am 29. April auf	Erfolg
Larix decidua	am 13. Mai Spermogonien, später Caeoma.
Mercurialis perennis	— — —
Chelidonium majus	— — —

2. *Melampsora Magnusiana* Wagner

auf *Populus tremula* aus *Caeoma Chelidonii*, welches 1898 durch Aussaat desselben *Melampsora*-Materials von Lokstedt erhalten war, herangezogen.

Aussaat am 2. Mai auf	Erfolg
Larix decidua	— — —
Mercurialis perennis	— — —
Chelidonium majus	am 14. Mai Spermogonien, später Caeoma.

3. *Melampsora Rostrupii* Wagner

auf *Populus tremula* aus *Caeoma Chelidonii*, welches 1898 durch Aussaat theils desselben *Melampsora*-Materials von Lokstedt, theils einer *Melampsora* von Niendorf (vergl. Versuch 6) erhalten war, herangezogen.

Aussaat am 2. Mai auf	Erfolg
Larix decidua	— — —
Mercurialis perennis	am 16. Mai Spermogonien, später Caeoma.
Chelidonium majus	— — —

4. *Melampsora* auf *Populus tremula*

von Lokstedt bei Hamburg, vom gleichen Fundorte, wie das bereits oben erwähnte Material der ersten Versuchsreihe meines vorigen Berichts [1]).

Aussaat am 29. April auf		Erfolg
Larix decidua	am 14. Mai	Spermogonien,
Mercurialis perennis	„ 13. „	später
Chelidonium majus	„ 10. „	Caeoma.

5. *Melampsora* auf *Populus tremula*

von Steinbek bei Hamburg.

Aussaat am 6. Mai auf	Erfolg
Larix decidua	am 17. Mai Spermogonien, später Caeoma.
Mercurialis perennis	— — —
Chelidonium majus	— — —

6. *Melampsora* auf *Populus tremula*

von Niendorf bei Hamburg, vom gleichen Fundorte, wie das Material der zweiten Versuchsreihe meines vorigen Berichts [2]).

Aussaat am 17. Mai auf	Erfolg
Mercurialis perennis	am 27. Mai Spermogonien, später Caeoma.
Chelidonium majus 1	— — —
Chelidonium majus 2	— — —

Auf *Mercurialis* war die eine Hälfte, auf *Chelidonium* No. 1 die andere Hälfte eines teleutosporentragenden Blattes gebracht worden, auf *Chelidonium* No. 2 ein grösseres Quantum Blätter des gleichen Materials. Da es nur darauf ankam, dieses Material in seinem Verhalten gegen *Chelidonium* zu prüfen, wurde von einer Aussaat auf *Larix*, die auch inficirt worden wäre, abgesehen.

Folgerungen.

Das Resultat der drei ersten Versuche spricht mit Entschiedenheit dafür, dass die drei in Betracht kommenden

1) VII. Ber., p. 145 (31).

2) VII. Ber., p. 145 (31). VI. Ber., S. 336 (12).

Melampsoren auf *Populus tremula* biologisch scharf von einander geschieden sind. Das Ergebniss wird dadurch noch überzeugender, dass die zu Versuch 1 und 2 und theilweise auch die zu Versuch 3 verwendeten Teleutosporen aus Caeoma-Aecidien gewonnen waren, die von einem und demselben Teleutosporenmaterial abstammten.

Das Resultat des 5. Versuches spricht in demselben Sinne.

Die Materialien des 4. und des 6. Versuches müssen demnach als Mischungen angesehen werden. Material 6 ist, wie die vorstehenden Versuche in Verbindung mit denen vom vorigen Jahre[1]) zeigen, eine Mischung von zwei Pilzen, nämlich *Mel. Larici-Tremulae* und *Mel. Rostrupii*; Material 4 ist in der That, wie schon aus den Versuchen vom vorigen Jahre zu folgen schien, eine Mischung aller drei oben genannten Pilze.

Ueber die Frage, auf welche anderen Pappelarten die Pilze der *Populus tremula* überzugehen vermögen, sind bis jetzt nur wenige Versuche angestellt worden. Rostrup und Nielsen[2]) geben *Populus tremula* L. und *P. alba* L. als Wirthe der *Melampsora Rostrupii* an, Wagner[3]) hat *Mel. Magnusiana* auch auf *P. villosa* Lang, eine Abart von *P. tremula*, nicht auf *P. alba* und „*balsamea*" übertragen können, und in neuester Zeit berichtet E. Jacky[4]), dass es ihm gelungen sei, mittels *Caeoma Mercurialis* *Populus* „*cordata*" [= *tremuloides* Michx. ??], *nigra* L. und *monilifera* Ait. erfolgreich zu inficiren, während die Infection von *Pop. italica* Ludw. und *balsamifera* L. nicht gelang. Ich selbst habe mit Rücksicht auf diese Frage bisher noch keine Versuche angestellt und erst nach Empfang der Jacky'schen Arbeit einige Aussaaten gemacht, deren Zahl gering blieb, weil ich auf diese Versuche nicht vorbereitet war. Der Erfolg ist etwas abweichend von den Resultaten Jacky's, wie folgende Zusammenstellung zeigt:

---

1) VII. Ber., p. 145 (31), 2. Versuchsreihe.

2) Rostrup, Oversigt k. Danske Vidensk. Selsk. Forh. 1884, p. 14. — Tidsskrift f. Skovbrug VI, 1883, p. 206. — Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. Kopenhagen 1889, p. 249. — Zu denselben Resultaten kommt Plowright, Brit. Ured. and. Ustilag. p. 241 und Gard. Chron. April 25, 1891, p. 525.

3) Wagner, Oesterr. Bot. Zeitschr. XLVI, 1896, p. 273.

4) Jacky, Berichte der schweiz. botan. Gesellsch. IX, 1899, Sonderabdr. p. 22. — Mit *Populus canescens* Sm. [= *alba*? oder = *alba* × *tremula*?], die Jacky unter den von den älteren Beobachtern angegebenen Wirthen aufzählt, sind meines Wissens noch keine Versuche gemacht worden.

Caeoma Mercurialis, aus *Melampsora* auf *Populus tremula* gezogen:

Aussaat am 21. Juni auf	Erfolg		
Populus nigra	—	—	—
„ *monilifera*	—	—	—
„ ***balsamifera***	Uredo am 3. Juli.		

Durch mikroskopische Untersuchung wurde festgestellt, dass die erhaltenen Uredosporen die rundlichen Sporen der *Melampsora Rostrupii* waren, nicht die länglichen der *Mel. populina*, so dass also die Uebertragbarkeit der *Mel. Rostrupii* auf *Populus balsamifera* hiermit demonstrirt ist. Weitere Versuche über diesen Gegenstand sind erwünscht.

II. *Melampsora populina* (Jacq.) Lév.

Die diesjährigen Versuche mit *Melampsora populina* hatten den Zweck, über die Zugehörigkeit gewisser Materialien dieses Pilzes und über die Nährpflanzen desselben weitere Aufklärung zu verschaffen.

1. *Melampsora populina* auf *Populus nigra* von Triglitz in der Prignitz (von Herrn O. Jaap gesammelt) wurde am 5. Juni auf ***Larix decidua*** ausgesät, und mittels der erhaltenen Caeoma-Sporen wurden dann am 28. Juni folgende Pappelarten besät, sämmtlich mit positivem Erfolg am 8. Juli: ***Populus nigra*** L., ***Populus nigra fastigiata, Pop. balsamifera*** L., ***Pop. canadensis*** Mönch (= *monilifera* Ait.)[1]).

2. *Melampsora populina* auf einer sehr grossblättrigen Pappelart aus dem Bürgerpark in Bremen, die *P. monilifera* sein soll (von Herrn E. Lemmermann gesammelt), wurde gleichfalls zunächst auf ***Larix*** ausgesät. Die hierauf erhaltenen Caeomasporen wurden dann am 3. Juli, und zwar mit positivem Erfolg, der sich am 13. Juli zeigte, übertragen auf ***Populus nigra, Pop. nigra fastigiata*** und ***Pop. monilifera aurea.***

III. *Melampsora Amygdalinae* nob.

Vor fünf Jahren hatte ich einmal die Sporidien einer auf *Salix amygdalina* L. lebenden *Melampsora*, die ich damals als

1) Die hier erwähnten Pappeln sind zum Theil von der Firma L. Späth, Baumschulenweg-Berlin, bezogen und mit dem angegebenen Gärtnernamen bezeichnet.

Mel. Vitellinae (DC.) Thüm. bezeichnete, auf *Salix amygdalina* selbst ausgesät und dabei eine Infection erhalten[1]). Diese Infection war jedoch eine sehr spärliche, ich konnte die Entwickelung des Pilzes nicht weiter verfolgen, und es glückte mir in den folgenden Jahren nicht, die Aussaat mit Erfolg zu wiederholen, so dass ich glauben musste, bei jenem Versuche sei irgend eine Störung eingetreten. Inzwischen habe ich dann den Zusammenhang mehrerer Arten von Weidenmelampsoren, insbesondere der dem Pilze auf *Sal. amygdalina* sehr ähnlichen *M. Larici-Pentandrae* mit *Caeoma Laricis* festgestellt, und nun lag der Gedanke nahe, dass alle Weidenmelampsoren heteröcisch seien. Die nachfolgenden Versuche zeigen, dass dies keineswegs der Fall ist, und dass jener Versuch von 1894 durchaus exact war.

Im vorigen Jahre fiel es mir auf, dass zwei Proben von *Melampsora* auf *Salix amygdalina*, von denen die eine aus Triglitz in der Prignitz, die andere von Elsfleth an der Weser stammte, bei der Aussaat auf eine Lärche die erwartete Infection nicht hervorbrachten[2]). Im Sommer 1899 wurde der Versuch mit Material von Elsfleth, das ich wieder Herrn H. Schütte verdanke, wiederholt, und zwar wegen des vorjährigen Misserfolgs und mit Rücksicht auf das oben erwähnte, vor fünf Jahren erzielte Resultat ausser auf einer Lärche auch auf zwei Exemplaren von *Salix amygdalina*. Die Aussaat fand am 13. Mai statt. Am 23. Mai war auf beiden Exemplaren von *Salix amygdalina* an mehreren Stellen eine Infection nachweisbar, während die Lärche pilzfrei war und auch in der Folge pilzfrei blieb. Wie die mikroskopische Untersuchung später ergab, waren die erzielten Rostlager echte, von Spermogonien begleitete Caeomalager, mit in Ketten gebildeten und im Bau von den Uredosporen abweichenden Sporen.

Die Aussaat der Sporidien auf *Salix amygdalina* wurde am 30. Mai noch einmal mit Erfolg wiederholt (Spermogonien am 7. Juni).

Hiermit ist der Nachweis geliefert, dass die vorliegende *Melampsora* eine *Autoeumelampsora* ist. Ein Caeoma auf Weidenarten ist meines Wissens bisher überhaupt noch nicht beobachtet worden. Ich habe zwar schon seinerzeit, als ich die

---

1) III. Ber., p. 75.

2) VII. Ber., p. 94 (18).

ersten Versuche mit dem Pilze auf *Sal. amygdalina* machte, nach dem Aussehen der ersten Uredolager das Vorhandensein eines solchen Caeoma vermuthet, konnte aber diese Ansicht damals nicht beweisen.

Mit den erhaltenen Caeomasporen wurden Aussaaten auf Weidenarten gemacht, um den Kreis der Nährpflanzen zu bestimmen.

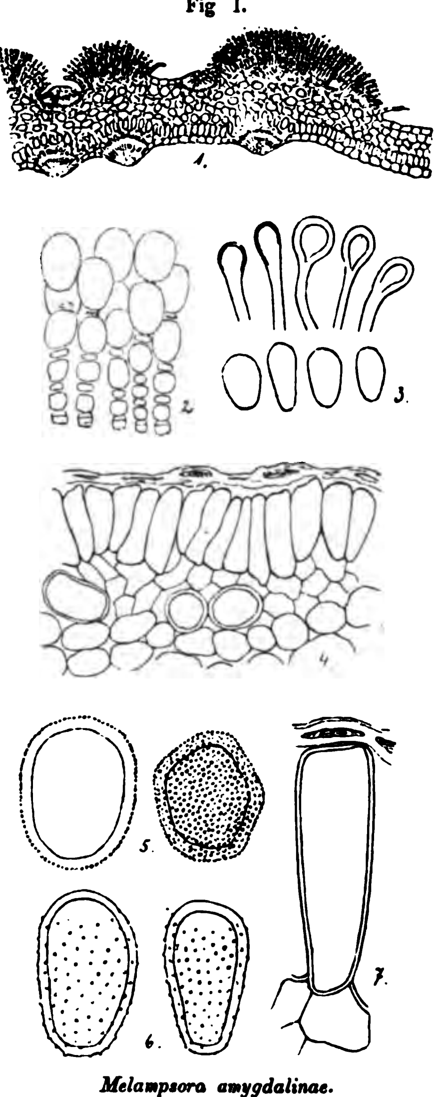
Aussaat auf		Erfolg
Salix pentandra	am 15. Juni	Uredo am 25. Juni.
„ *fragilis*	„ 16. „	— — —
„ *alba vitellina*	„ 16. „	— — —
„ *alba* × *amygdalina*	„ 16. „	— — —
„ **_amygdalina_** Sp.	„ 16. „	Uredo am 27. Juni.
„ **_amygdalina_** B.	„ 16. „	Uredo am 14. August.
„ **_hippophaëfolia_** (?) Sp.	„ 16. „	Uredo am 3. Juli.
„ *cinerea*	„ 17. „	— — —
„ *Capraea*	„ 17. „	— — —
„ *mollissima*	„ 17. „	— — —

Bemerkung: Die in der vorstehenden Uebersicht und ebenso die in den folgenden Kapiteln erwähnten Versuchsweiden sind zum Theil von mir selbst gesammelte und bestimmte Pflanzen, zum Theil, und dies gilt namentlich von den hybriden Formen, von der Firma L. Späth (Berlin, Baumschulenweg) bezogen. Da, wie mir Herr Späth mittheilt, die Weiden seiner Baumschulen von Herrn Prof. Dr. E. Köhne in Berlin bestimmt worden sind, so dürften die Namen im Wesentlichen zuverlässig sein. Die oben erwähnte *S. amygdalina* Sp. ist von Späth bezogen und zweifellos richtig. *S. amygdalina* B ist eine bei Blankenese gesammelte Form, die ein wenig abweicht; ich fand sie nach vierwöchentlicher Abwesenheit am 14. August inficirt vor. *S. hippophaëfolia* (?) Sp., von Späth bezogen, steht *S. amygdalina* sehr nahe und ist verschieden von einem im Botanischen Garten zu Hamburg wachsenden als *S. hippophaëfolia* bezeichneten Exemplar und ebenso von den in diesem und in meinem vorigen Berichte als *S. hippophaëfolia* (?) A, B und C bezeichneten Weiden. Was die letztgenannten betrifft, so erklärt Herr Rittmeister a. D. O. v. Seemen, der die Liebenswürdigkeit hatte, einige ihm eingesandte Zweige zu vergleichen, die Form A (vom Stadtgraben im Botanischen Garten zu Hamburg) mit Bestimmtheit für *S. triandra* × *viminalis* und die Form B (vom Elbufer bei Blankenese) für eine solche, die sicher *S. triandra*, wahrscheinlich auch *S. viminalis* enthalte.

Nach den vorstehenden Versuchen sind ausser *Salix amygdalina* noch *S. pentandra* und (?) *S. hippophaëfolia* Nährpflanzen des vorliegenden Pilzes. In Bezug auf *S. pentandra* ist das Ergebniss völlig sicher, da die Beschaffenheit der Uredosporen durch mikroskopische Untersuchung controlirt wurde, und da mit der im Bau der Uredosporen sehr ähnlichen *Mel. Larici-Pentandrae* dieses Jahr gar keine Versuche gemacht worden sind.

Ich lasse eine Beschreibung des Pilzes folgen:

Caeomalager auf den jungen Blättern und jungen Zweigen, auf den Blättern besonders auf der Unterseite, einzeln auch auf der Oberseite hervorbrechend, bis 1 mm lang, meist in Gruppen, die auf den Blättern mehrere mm Durchmesser, auf den Zweigen über 1 cm Länge erreichen, vereinigt und mehr oder weniger zusammenfliessend, lebhaft orange. Sporen rundlich oder oval und zugleich etwas polygonal, 18—23 : 14—19 μ, in Ketten mit kleinen Zwischenzellen gebildet; Membran reichlich 2 μ dick, wie bei den bisher beschriebenen Caeomasporen feinwarzig mit nur in der äussersten Wandschicht ausgebildeter Warzenstructur, Warzenabstand kaum 1 μ.



Melampsora amygdalinae.
1. Caeomalager und Spermogonien auf *Salix amygdalina* $^{53}/_{1}$.
2. Theil eines Caeomalagers $^{351}/_{1}$.
3. Uredosporen und Paraphysen $^{351}/_{1}$.
4. Theil eines Teleutosporenlagers $^{351}/_{1}$.
5. Caeomasporen $^{824}/_{1}$.
6. Uredosporen $^{824}/_{1}$.
7. Teleutosporen $^{824}/_{1}$.

Spermogonien wenig hervortretend, mit uhrglasförmig eingesenktem Hymenium. (I. 1, 2 u. 5.)

Uredolager[1]) über die Blattunterseite zerstreut, klein, rund, 0,5 mm, lebhaft orange, oberseits verfärbte Flecken bildend. Sporen oval, länglich eiförmig oder keulenförmig, am oberen Ende dicker, 19—32 : 11—15 μ; Membran etwa 1,5 μ dick, am oberen Ende glatt, im übrigen entfernt stachelwarzig, Warzenabstand 2 μ. Paraphysen kopfförmig mit dünnem Stiele, 30—50 μ lang, Kopf 10—18, Stiel 4—5 μ dick, oder auch keulenförmig mit 10—15 μ dickem Kopfe und 4—10 μ dickem Stiele; Membran meist dünn, 1 μ, seltener bis 3 μ dick. (I. 3, 6.)

Teleutosporenlager auf der Unterseite der Blätter, von der Epidermis bedeckt, klein, kaum 0,5 mm, zuletzt dunkelbraun, in kleinen Gruppen, welche die von Adern begrenzten Blatttheile bedecken, oft auch über die ganze Blattspreite verbreitet. Teleutosporen prismatisch, oft unregelmässig, beiderseits abgerundet, 18—42 : 7—14 μ, mit dünner hellbrauner Membran von gleichmässiger Stärke (kaum 1 μ), ohne auffälligen Keimporus. (I. 4, 7.)

Die Uredosporen sind denen von *Mel. Larici-Pentandrae* ähnlich; aber sie sind kürzer, die Membran ist dünner, am oberen Ende nicht verdickt, was bei *M. Larici-Pentandrae* manchmal der Fall ist, und die Bestachelung ist feiner.

IV. *Melampsora Larici-Daphnoidis* nob.

Von Herrn O. Jaap erhielt ich eine Probe einer *Melampsora* auf *Salix daphnoides* Vill., die in der Nähe der Veddel bei Hamburg gesammelt war. Mit dem zur Keimung gebrachten Material wurde am 12. Mai eine Aussaat auf ***Larix decidua*** versucht, die am 23. Mai Erfolg hatte. Nachdem die Caeomasporen gereift waren, wurden mit denselben verschiedene Weidenarten besät, um das Verhältniss des vorliegenden Pilzes zu den bereits genauer bekannten Arten zu bestimmen.

Aussaat auf		Erfolg
Salix daphnoides	am 3. Juni	Uredo am 10. Juni.
„ *alba argentea*	„ 12. „	— — —
„ *fragilis*	„ 12. „	— — —

1) Diese Beschreibung stimmt im Wesentlichen mit der im vorigen (VII.) [B]ericht, p. 99 (23) gegebenen überein, ist aber unter Verwendung des zur Kultur be[nu]tzten und bei derselben erhaltenen Materials ausgearbeitet.

Salix amygdalina	am 12. Juni	—	—	—
„ *aurita*	„ 12. „	—	—	—
„ *cinerea*	„ 12. „	—	—	—
„ *Capraea*	„ 14. „	—	—	—
„ ***viminalis***	„ 14. „	Uredo	am	1. Juli.
„ *hippophaëfolia* (?) B	„ 14. „	—	—	—
„ *pentandra*	„ 15. „	—	—	—

Auf *Salix daphnoides* wurden im September Teleutosporen erhalten. Auf *S. viminalis* trat keine Weiterentwickelung ein, und die abermalige Infection mittels der Uredosporen von *S. daphnoides* misslang.

Nach dem Ergebniss der mikroskopischen Untersuchung, das weiter unten mitgetheilt wird, steht der vorliegende Pilz der *Melampsora Larici-epitea*[1]) besonders nahe. Ich konnte nun zwar *Mel. Larici-epitea* noch nicht in Bezug auf ihr Verhalten gegen *Salix daphnoides* prüfen; nach den eben mitgetheilten Versuchen scheint es mir aber doch, dass der Pilz von *Salix daphnoides* nicht mit *M. Larici-epitea* identificirt werden kann, da von den Wirthen der letztgenannten Art nur *S. viminalis*, und obendrein in verhältnissmässig geringerem Grade inficirt wurde. Allerdings geben die einmaligen Versuche dieses Jahres wohl noch keinen genügenden Beweis, und es ist natürlich wünschenswerth, dass die Versuche wiederholt werden. In morphologischer Beziehung ist der Pilz, wie gesagt, *M. Larici-epitea* sehr ähnlich, aber immerhin sind einige Unterschiede vorhanden, die in Verbindung mit dem biologischen Verhalten an Bedeutung gewinnen. Hervorgehoben sei die dickere Membran der Caeomasporen, die entferntere Bestachelung der Uredosporen und deren im ganzen mehr längliche, häufig nach unten etwas zugespitzte Form. Es scheint mir daher gerechtfertigt, diesen Pilz einstweilen mit einem besonderen Namen zu belegen.

Im Folgenden gebe ich eine Beschreibung desselben:

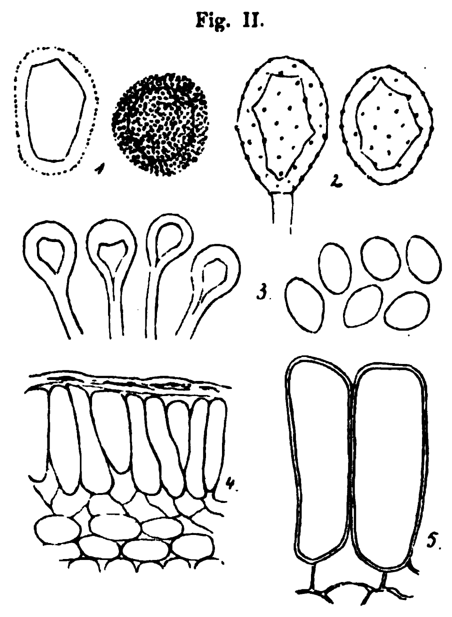
Caeomalager auf der Unterseite der Nadeln von *Larix decidua* Mill., aus den beiden hellen Längsstreifen hervorbrechend, oberseits gelblich verfärbte Flecken erzeugend, bis über 1 mm lang, orangegelb. Sporen theils rundlich, theils oval und dabei etwas polygonal, mit 16—17 μ Durchmesser oder mit den Dimensionen 17—21 : 12—16 μ; Membran ziemlich dick, 1,5—2,5 μ, von dem bei Caeomasporen gewöhnlichen Bau, d. h. sehr feinwarzig

1) VII. Ber., p. 88 (12) ff.

(Warzenabstand kaum 1 μ) und die Warzen nur in der äussersten Schicht entwickelt. (II. 1).

Uredolager besonders auf der Unterseite, einzeln auch auf der Oberseite der Blätter von *Salix daphnoides* Vill. (vielleicht auch auf *Sal. viminalis* L.?), ziemlich gross oder kleiner, von 0,25 bis fast 1,5 mm Durchmesser, auf auffälligen hellgelb verfärbten Flecken, lebhaft orange. Sporen meist oval oder etwas länglich, selten rundlich, am unteren Ende meist etwas spitzer, ein wenig polygonal, 16—23 : 12—14 μ; Membran ziemlich dick, 2,5—3,5 μ, an bestimmten Stellen (Keimporen?) eingezogen, aussen entfernt stachelwarzig, ohne glatte Stelle, Abstand der Stachelwarzen 2,5—3 μ. Paraphysen meist kopfig mit dünnem Stiel, 55—60 μ lang, Kopf 15—20 μ dick, Membran meist ziemlich dick, 3—5 μ, und manchmal nach innen unregelmässig aufgequollen, besonders im oberen Theile, hier mitunter bis 10 μ dick, Stiel 3—5 μ dick. (II. 2, 3.)

Fig. II.



Melampsora Larici-Daphnoidis.

1. Caeomasporen $^{824}/_1$.
2. Uredosporen $^{824}/_1$.
3. Uredosporen und Paraphysen $^{334}/_1$.
4. Theil eines Teleutosporenlagers $^{354}/_1$.
5. Teleutosporen $^{824}/_1$.

Teleutosporenlager auf der Unterseite der Blätter, oberseits meist verfärbte Flecken bildend, $^1/_4$—$^3/_4$ mm gross, zuletzt dunkelbraun, meist in Gruppen beisammenstehend, von der Epidermis bedeckt. Sporen unregelmässig prismatisch, 25—40 μ lang, 7—14 μ dick, Membran blass bräunlich, dünn, kaum 1 μ, von gleichmässiger Stärke, ohne bemerkbaren Keimporus. (II. 4, 5.)

V. *Melampsora Evonymi-Capraearum* nob.

Nach Versuchen von Nielsen und Rostrup, die Rostrup[1]) kurz publicirt hat, soll die Teleutosporenform des *Caeoma Evonymi*

1) Rostrup, Oversigt over det k. Danske Vidensk. Selsk. Forh. 1884, p. 13. — Tidsskrift for Skovbrug VI, p. 205.

(Gmel.) Tul. die auf *Salix cinerea* L. und *S. Capraea* L. häufige *Melampsora Capraearum* DC. sein. Diese Angabe ist bisher ohne Bestätigung geblieben. Versuche von Plowright[1]) und mehrfache eigene Versuche[2]), aus der verbreiteten *Melampsora* von *Salix Capraea* auf *Evonymus europaea* L. das Caeoma und mittels des Caeoma von *Evonymus* auf *Salix Capraea* Uredosporen zu erziehen, schlugen fehl. Im vorigen Jahre gelang es mir endlich, mittels eines von Herrn G. R. Pieper bei Steinbek bei Hamburg gefundenen Caeoma eine Infection einiger Blätter von *Salix cinerea* zu erzielen, doch wurde die Weiterführung des Versuchs durch einen Unfall gestört[3]). Durch den Erfolg war indessen ein Fingerzeig zur weiteren Verfolgung der Angelegenheit gegeben. Herr Pieper hatte die Liebenswürdigkeit, mich im Herbst 1898 zu dem *Evonymus*-Busche zu führen, von welchem das Caeoma stammte, so dass ich auf den benachbarten Weiden Material einsammeln konnte. Gefunden wurden zwei Proben auf *Salix cinerea* vom Aussehen der *Mel. Larici-epitea* und eine Probe auf *S. Capraea* vom Aussehen der *M. Larici-Capraearum.*

Nach der Ueberwinterung des Materials wurden im Mai 1899 mehrere Aussaaten damit gemacht, und zwar gleichzeitig auf *Larix decidua* und auf *Evonymus europaea.* Ueber die Versuche mit dem Pilze von *Salix Capraea*, die auf *Evonymus* keinen Erfolg gaben, wird unten im IX. Capitel *(Mel. Larici-Capraearum)* berichtet werden. Erfolgreich war die eine der beiden Aussaaten mit Material auf *Salix cinerea* (16. Mai). Die eine Probe inficirte nur ***Larix decidua*** Mill.; mit der andern gelang es, beide Versuchspflanzen, sowohl ***Evonymus europaea*** wie ***Larix***, zu inficiren, erstere Pflanze zeigte am 25., letztere bereits am 23. Mai Spermogonien.

Die letztgenannte Probe war also offenbar eine Mischung der häufigen *Mel. Larici-epitea* mit der selteneren Teleutosporenform des *Caeoma Evonymi*[4]).

---

1) Plowright, Brit. Ured. and Ustilag. p. 238.

2) II. Ber., p. 13. — V. Ber., p. 337.

3) VII. Ber., p. 139 (25).

4) Aehnliche Mischungen habe ich wiederholt beobachtet. Vergl. die Cap. I (Melampsoren auf *Populus tremula*) und XVIII (*Puccinia*-Arten auf *Phalaris arundinacea*) dieser Arbeit; ferner VII. Ber., p. 144 (30) und 153 (39); VI. Ber., p. 336 (12) und 21 (31); V. Ber., p. 324; IV. Ber., p. 266.

Mit den erhaltenen Caeoma-Aecidien wurden Rückinfectionen auf Weidenarten gemacht. Ueber die Versuche mit dem Lärchencaeoma wird unten im VIII. Capitel (*Mel. Larici-epitea)* berichtet. Die Versuche mit *Caeoma Evonymi* waren folgende:

Aussaat auf		Erfolg
Salix aurita	am 5. Juni	Uredo am 12. Juni.
„ ***cinerea***	„ 5. „	Uredo am 20. Juni.
„ ***cinerea × viminalis***	„ 5. „	Uredo am 3. Juli.
„ ***Capraea***	„ 14. „	Uredo am 12. Juli.
„ *viminalis*	„ 14. „	— — —
„ *hippophaëfolia* A.	„ 14. „	— — —
„ *alba*	„ 15. „	— — —
„ *fragilis*	„ 15. „	— — —
„ *amygdalina*	„ 15. „	— — —
„ *purpurea*	„ 15. „	— — —

Die Infection von *Salix cinerea × viminalis* war spärlich. Auf *S. Capraea* trat auffällig spät noch ein Erfolg ein. Im September wurden Teleutosporen erhalten, auch auf *Salix Capraea,* und zwar auf der Unterseite der Blätter.

Einige weitere Aussaaten mit *Caeoma Evonymi* konnte ich bereits vor den oben erwähnten am 26. Mai mit Material ausführen, welches mir Herr O. Jaap von Triglitz zugesandt hatte. Es wurden erfolgreich inficirt: ***Salix cinerea*** (Uredo am 10. Juni), ***S. aurita*** (Uredo am 14. Juni) und ein zweites Exemplar von ***S. cinerea*** (spärliche Uredo am 3. Juli).

Durch die vorstehend beschriebenen Versuche ist es endlich gelungen, den seinerzeit von Nielsen und Rostrup angegebenen Zusammenhang zwischen dem *Caeoma Evonymi* und einer Weiden-*Melampsora* zu bestätigen und zugleich festzustellen, um was für einen Pilz es sich handelt. Die genannten Autoren haben den Pilz damals, ohne ihn zu beschreiben, als *Melampsora Capraearum* DC. bezeichnet. Das ist nun zwar, wie meine Versuche zeigen, insofern berechtigt, als es gerade die *Salices Capraeae, Salix cinerea, S. aurita* und *S. Capraea* sind, die der Pilz befällt, wenngleich die Infection von *S. Capraea*, die der Gruppe den Namen gegeben hat, nicht am leichtesten zu erfolgen scheint. Ich habe es daher auch für zulässig gehalten, den Namen *Mel. Evonymi-Capraearum*, den ich früher gebildet hatte, als ich nach den vorliegenden Angaben glauben musste, dass es sich um einen der *Mel. Larici-Capraearum* nahestehenden Pilz handle, beizubehalten, auch aus

dem weiteren Grunde, um nicht noch einen neuen Namen bilden zu müssen. Indessen hat der vorliegende Pilz, also die *Mel. Evonymi-Capraearum*, keineswegs nähere Beziehungen zu demjenigen Pilze, den man bisher meistens unter dem Namen *Mel. Capraearum* (= *Mel. farinosa*) verstanden hat, nämlich zu *Mel. Larici-Capraearum*. Er gehört vielmehr nach seinem morphologischen Verhalten in die *Epitea*-Gruppe, und steht, wie die unten folgende Beschreibung des Näheren zeigen mag, der in meinem letzten Bericht als *Mel. Larici-epitea*[1]) beschriebenen Art so nahe, dass die beiden Pilze, wenn sie auf denselben Nährpflanzen vorkommen, wie das bei dem oben besprochenen Ursprungsmaterial der Fall war, ohne Kulturversuche wohl nicht zu unterscheiden sind. Denn die mehr runde Gestalt der Uredosporen bei *Mel. Evonymi-Capraearum*, die gelegentlich stärkere Verdickung ihrer Membranen und die mitunter auffällige Verdickung der Paraphysenmembran am oberen Ende dürften kaum besonders brauchbare Merkmale abgeben. Uebrigens hat man bisher die Weidenmelampsoren wohl meistens nur nach den Nährpflanzen unterschieden und in Gruppen gebracht und daher auch, wie ich bereits in meinem vorigen Berichte[2]) hervorhob, die Uredosporen auf *Salix cinerea* und *S. aurita* ohne weitere Prüfung als identisch angesehen mit denen auf der naheverwandten *S. Capraea*, mit welchen sie allerdings morphologisch auch dann im Wesentlichen übereinstimmen, wenn es sich auf der letztgenannten Art um die in ihren Teleutosporen auffällig abweichende *Mel. Larici-Capraearum* handelt. Ueberhaupt war es ja, wie ich schon mehrfach bemerkt habe, nach den bisherigen Bearbeitungen nicht möglich, über die Weiden-Melampsoren auch nur einigermassen ins Klare zu kommen.

Ich lasse nun die Beschreibung der *Mel. Evonymi-Capraearum* folgen:

Caeomalager auf lebhaft orangefarbenen Flecken der Blätter von *Evonymus europaea* zu ausgedehnten Gruppen vereinigt, bis 1,5 mm gross, meist auf der Unterseite, einzeln auch auf der Oberseite hervorbrechend, lebhaft orange. Sporen meist oval, weniger rundlich, selten länglich, kaum polygonal, 18—23 : 14—19 μ. Membran dick, zwischen den eingezogenen Stellen (Keimporen?) vielfach sehr stark nach innen vorgequollen und hier bis 5 μ Dicke

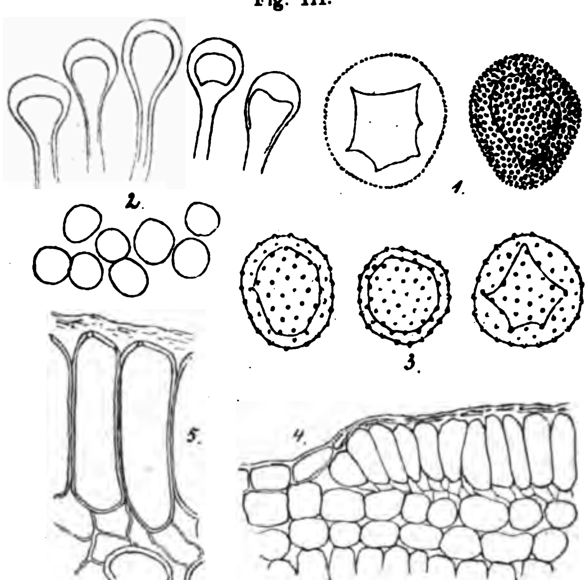
1) Vergl. die Diagnose VII. Ber., p. 95 (19).

2) VII. Ber., p. 97 (21) und 147 (33).

erreichend, in der äussersten Schicht sehr feinwarzig, Warzenabstand ca. 1 μ. Spermogonien mit kaum uhrglasförmig eingesenktem Hymenium, nach aussen flach polsterförmig hervortretend, die Epidermis mit emporhebend, ca. 200 μ breit, 80 μ hoch. (III. 1.)

Uredolager auf der Unterseite der Blätter von *Salix cinerea*, *aurita*, auch auf *S. Capraea* und *S. cinerea* × *viminalis*, auf besonders oberseits gelb verfärbten Flecken, klein, 0,5 mm, polsterförmig, einzeln und in Gruppen. Sporen meist rundlich, selten oval, wenig polygonal, 14—19 : 14—17 μ; Membran bald dünn,

Fig. III.



Melampsora Evonymi-Capraearum.
1. Caeomasporen $^{824}/_{1}$.
2. Uredosporen und Paraphysen $^{351}/_{1}$.
3. Uredosporen $^{821}/_{1}$.
4. Theil eines Teleutosporenlagers $^{351}/_{1}$.
5. Teleutosporen $^{824}/_{1}$.

1,5 μ, bald zwischen den eingezogenen Stellen (Keimporen) mehr oder weniger aufgequollen, bis 4 μ, aussen entfernt stachelwarzig, ohne glatte Stelle, Warzenabstand 2 μ. Paraphysen meist kopfig mit dünnem Stiel, 50—70 μ lang, Kopf 18—25 μ, Stiel 4—5 μ dick, Membran am oberen Theile des Kopfes oft stark verdickt, bis auf 8 μ, im übrigen dünner, ca. 2 μ. (III. 2, 3.)

Teleutosporenlager auf der Unterseite der Blätter, von der Epidermis bedeckt, klein, etwa 0,5 mm, aber zu Gruppen vereinigt,

welche die von Adern umgrenzten Blatttheilchen bedecken, braun mit einem Stich ins Blaugraue, oberseits braun gefärbte Flecken erzeugend. Teleutosporen unregelmässig prismatisch, oben und unten abgerundet, 25—40 : 7—13 μ, mit dünner hellbrauner, nur oben kaum merklich verdickter Membran (1 μ) und wenig auffälligem, etwas vertieftem und mitunter ein wenig nach aussen vorgezogenem Keimporus. (III. 4, 5.)

An dem durch Kultur auf *Salix cinerea* erhaltenen Material fand ich sehr vereinzelte und kleine Teleutosporenlager auch auf der Blattoberseite. Im Bau glichen sie durchaus den auf der Unterseite gebildeten Sporen, sie schienen aber zum Theil zwischen Epidermis und Cuticula gebildet zu sein. Zu einer genaueren Untersuchung reichte das Material nicht.

VI. *Melampsora Ribesii-Viminalis* nob.

Im Berichte über meine vorjährigen Versuche besprach ich zwei morphologisch von einander etwas verschiedene *Melampsora*-Formen auf *Salix viminalis* L.[1]). Die eine, die typische *Mel. Larici-epitea*, bildet ihre Teleutosporen unter der Epidermis auf der Unterseite der Blätter, ihre Caeoma-Aecidien auf der Lärche, und sie liess sich mittels der Caeomasporen auf *Salix cinerea* L., *aurita* L. und *Capraea* L. übertragen. Die andere Form, die ich einstweilen als forma *epiphylla* mit der genannten Art vereinigte, unterscheidet sich dadurch, dass die Teleutosporen auf der Blattoberseite zwischen Epidermis und Cuticula entstehen. Sie schien nach den angestellten Versuchen gleichfalls mit einem *Caeoma Laricis* in Zusammenhang zu stehen und sich auch auf *Salix aurita* und *S. cinerea* übertragen zu lassen; es war aber auffällig, dass bei der Weiterkultur des aus den Caeomasporen auf *Salix viminalis* erzogenen Pilzes nur auf der Unterseite der Blätter Teleutosporen erhalten wurden. Auch in der Verbreitung waren die beiden Pilze nicht ganz gleich. Hier lag also eine Unklarheit vor, die zu weiteren Nachforschungen Veranlassung geben musste. Die Versuche des verflossenen Sommers haben die erforderliche Aufklärung gegeben.

Zu den Versuchen diente Materal des auf der Blattoberseite seine Teleutosporen bildenden Pilzes, das mir Herr E. Lemmer-

1) VII. Ber., p. 89 (13), 91 (15), 95 (19) und 97 (21).

mann von Bremen zugesandt hatte. Am 13. Mai machte ich mit den sehr reichlich keimenden Teleutosporen eine Aussaat auf *Larix decidua* Mill. Durch eine geeignete Versuchsanordnung wurde dafür gesorgt, dass thunlichst nur diejenigen Sporidien, die auf der Blattoberfläche gebildet waren, auf die Lärche fallen konnten. Die Weidenblätter mit den keimenden Sporen wurden zu diesem Zwecke auf einem über der Lärche ausgespannten Filetnetze, mit der Oberseite nach unten, ausgebreitet, ein angefeuchtetes Blatt Papier darüber gelegt und dieses mit Steinchen beschwert, so dass die Blätter sich nicht bewegen konnten und ihre Unterseiten dem Papier anlagen. Das Ganze wurde dann mit einer grossen Glocke bedeckt. Das Ergebniss war von dem vorjährigen abweichend. Der nach 8—12 Tagen erwartete Erfolg blieb aus; erst am 2. Juni traten einige spärliche Infectionsstellen auf, die zu der Menge des angewandten Infectionsmaterials in keinem Verhältniss standen, so dass gefolgert werden musste, dass das erhaltene *Caeoma Laricis* zu der Hauptmasse des ausgesäten Materials keine Beziehungen habe.

Am 30. Mai wurde eine Wiederholung des Versuchs vorgenommen, dieses Mal auf einem erweiterten Kreise von Nährpflanzen, und mit überraschendem Erfolge.

Aussaat am 30. Mai auf	Erfolg
Larix decidua	am 5. Juni spärliche Spermogonien, später Caeoma.
Salix viminalis	— — —
Ribes Grossularia	am 7. Juni sehr reichliche Spermogonien, später Caeoma.
„ ***rubrum***	am 7. Juni einige Spermogonien, später Caeoma.
„ ***nigrum***	am 7. Juni spärliche Spermogonien.
„ *alpinum*	— — —

Nach dem Ausfall dieses Versuchs ist folgendes zu schliessen:

1. Der bisher von mir als forma *epiphylla* der auf *Salix viminalis* lebenden *Melampsora* bezeichnete Pilz ist eine selbstständige Art, nämlich die Teleutosporenform des *Caeoma confluens* (Pers.) Schroet. [= *C. Ribesii* Link] und identisch mit derjenigen *Melampsora*, die einst Nielsen und Rostrup[1]) bei

1) Rostrup, Oversigt k. Danske Vidensk. Selsk. Forh. 1884, p. 13.

ihren Versuchen vorgelegen hat, die aber wegen des Fehlens einer ausreichenden Beschreibung bisher nicht wiedererkannt werden konnte.

2. Die spärliche Infection der Lärchen bei meinen diesjährigen Versuchen und die stärkere Infection derselben bei dem vorjährigen Versuche ist aller Wahrscheinlichkeit nach darauf zurückzuführen, dass der sehr verbreitete hypophylle Pilz, die *Melampsora Larici-epitea*, in wechselnden Mengen dem Material beigemengt war, und dass die angewandten Vorsichtsmaassregeln im vorigen Jahre gar nicht und auch in diesem Jahre noch nicht völlig ausgereicht haben, um ein Abfallen einzelner Sporidien von der Blattunterseite zu vermeiden.
3. Eine directe Infection der Teleutosporennährpflanze mittels der Sporidien ist auch bei diesem Pilze ausgeschlossen.

Infectionsversuche in entgegengesetzter Richtung wurden mit dreierlei Material ausgeführt, 1. mit einer Probe von Caeoma auf *Ribes alpinum*, die mir Herr O. Jaap am 26. Mai aus Triglitz zusandte, 2. mit Proben auf *Ribes rubrum*, die ich von demselben Herrn am 27. Mai erhielt, und 3. mit den bei meinen Versuchen auf *Ribes Grossularia* erhaltenen Caeomasporen (15.—28. Juni). Die Versuche sind folgende:

Aussaat des *Caeoma confluens* auf		Erfolg
Salix viminalis	am 26. Mai	Uredo am 7. Juni.
„ *mollissima*	„ 27. „	— — —
„ *hippophaëfolia* (?) Sp.	„ 27. „	— — —
„ *aurita* × *viminalis*	„ 27. „	— — —
„ ***purpurea***	„ 15. Juni	Uredo am 10. Juli.
„ *fragilis*	„ 15. „	— — —
„ *alba argentea*	„ 15. „	— — —
„ *amygdalina*	„ 15. „	— — —
„ *Capraea*	„ 15. „	— — —
„ *aurita*	„ 15. „	— — —
„ *cinerea tricolor*	„ 15. „	— — —
„ *aurita* × *viminalis*	„ 21. „	— — —
„ ***viminalis***	„ 28. „	Uredo am 12. Juli.
„ *Smithiana*	„ 28. „	— — —

Auf den Blättern von *Salix viminalis* wurden im August die charakteristischen, auf der Oberseite gebildeten Teleutosporen erhalten.

Nach dem Ausfall dieser Versuche ist *Salix viminalis* fast der einzige Teleutosporenwirth unseres Pilzes. Daneben scheint derselbe auch *Salix purpurea* befallen zu können. Nach Nielsen und Rostrup soll auch *Salix mollissima* den Pilz beherbergen. Bei meinem Versuche gelang es nicht, diese Pflanze zu inficiren (die Versuchspflanze war unter dem Namen *S. mollissima* von der Firma L. Späth, Baumschulenweg—Berlin bezogen).

Zu der vorliegenden Teleutosporengeneration des *Caeoma confluens* möchte ich einstweilen auch einen Pilz ziehen, den ich von Herrn H. Schütte in Elsfleth erhielt. Derselbe fand sich auf der Oberseite der Blätter einer Weidenart mit graufilzigen Zweigen und grossen lanzettlichen, unterseits stark weissgrau filzigen Blättern, die ich für einen Bastard von *Salix viminalis* mit *Salix Capraca* (etwa *Salix Smithiana*) halte. Mit reichlich keimendem Material desselben machte ich folgende Aussaaten:

Aussaat am 30. Mai auf	Erfolg
Larix decidua	am 5. Juni spärliche Spermogonien, später Caeoma.
Salix viminalis	— — —
„ *Capraea* × *viminalis*	— — —

Eine Aussaat auf einer *Ribes*-Art vorzunehmen, fand ich nicht mehr Gelegenheit. Der Erfolg auf der Lärche war ein sehr spärlicher und offenbar nur der Beimengung der *Melampsora Larici-epitea* zuzuschreiben. Eine directe Uebertragung des Pilzes mittels der Sporidien auf die Teleutosporennährpflanze trat auch nicht ein. Auffällig bleibt allerdings, dass bei den kurz vorher erwähnten Versuchen die Uebertragung auf die als *Salix Smithiana* bezeichnete Weide nicht gelang.

Was die Benennung des vorliegenden Pilzes betrifft, so findet sich bei Rostrup a. a. O. die Angabe, dass derselbe zum Theil unter *Mel. Hartigii* Thüm. einbegriffen sei. Daraufhin ist derselbe von Rostrup und anderen Autoren, auch von mir selbst, bisher unter dem Namen *M. Hartigii* erwähnt worden. Dietel[1]) bezeichnet ihn allerdings als *M. epitea.* Ich kann den Namen *M. Hartigii* jetzt nicht mehr anerkennen, weil die Teleutosporen, das einzige in morphologischer Beziehung Charak-

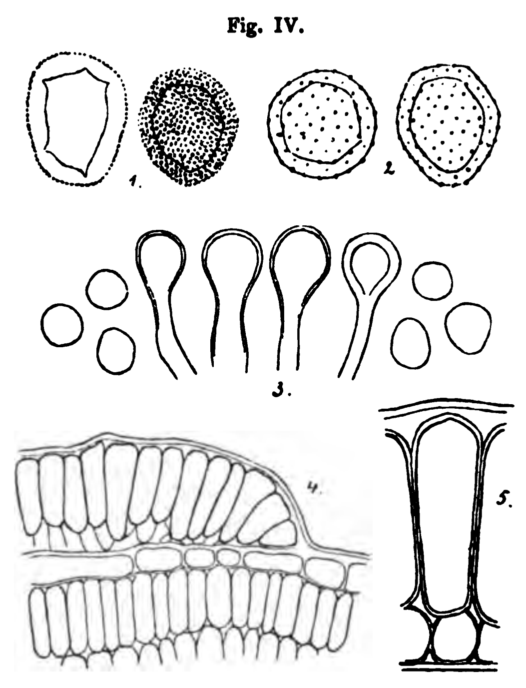
1) Dietel, Uredinales in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, p. 44.

teristische, F. v. Thümen überhaupt nicht bekannt waren, und weil mit der blossen Angabe von Nährpflanzen und der mangelhaften Beschreibung der Uredosporen nichts anzufangen ist. Bei der Neubildung des Namens *(M. Ribesii-Viminalis)* habe ich versucht, das Heteröcie-Verhältniss und insbesondere auch die Beziehung zu dem wichtigsten Teleutosporenwirth *(Salix viminalis)* zum Ausdruck zu bringen. Die in meinem vorigen Bericht gebrauchte provisorische Bezeichnung *forma epiphylla* muss natürlich fallen.

Ich gebe nun auf Grund einer nochmaligen Untersuchung eine Beschreibung des Pilzes:

Caeomalager auf den Blättern verschiedener *Ribes*-Arten *(R. Grossularia, rubrum, nigrum, alpinum)* auf beiderseits blassgelb verfärbten Flecken unterseits meist in deren Mitte und gruppenweise hervorbrechend, bis 1,5 mm gross, lebhaft orange. Sporen meist rundlich, seltener oval, wenig polygonal, 18—23 : 14—17 μ; Membran ziemlich dick, 2—3 μ, an manchen Stellen (Keimporen?) eingezogen, dazwischen oft etwas stärker nach Innen aufgequollen (bis 4 μ), aussen sehr feinwarzig, Warzenabstand kaum 1 μ, Warzenstructur auf die äusserste Membranschicht beschränkt. Spermogonien polsterförmig hervorragend, mit flachem, kaum uhrglasförmig eingesenktem Hymenium, ca. 150 μ breit, 70 μ hoch. (IV. 1.)

Fig. IV.



Melampsora Ribesii - Viminalis.

1. Caeomasporen $^{824}/_{1}$.
2. Uredosporen $^{824}/_{1}$.
3. Uredosporen und Paraphysen $^{354}/_{1}$.
4. Theil eines Teleutosporenlagers $^{354}/_{1}$.
5. Teleutosporen $^{824}/_{1}$.

Uredolager auf der Unterseite der Blätter von *Salix viminalis*, anscheinend auch auf *S. purpurea* und vielleicht auf

S. Smithiana, sehr klein, wenig über 0,25 mm, in Gruppen oder über die Blattfläche vertheilt, blass orangegelb. Sporen meist rundlich, selten oval, 15—19 : 14—16 μ; Membran mässig dick, nur etwa 2 μ, über die ganze Fläche entfernt stachelwarzig, Warzenabstand 2 μ. Paraphysen zum Theil kopfig mit dünnem Stiel, zum grösseren Theile mehr keulenförmig mit dickem und weitem Stiel, 50—70 μ lang, Kopf 18—25 μ dick, Stiel 5—14 μ dick, Wand meist dünn, 1—2 μ dick, seltener am Kopfe etwas dicker[1]). (IV. 2, 3).

Teleutosporenlager auf der Oberseite der Blätter, oberhalb der Epidermiszellen, aber von der Cuticula bedeckt, klein, $^1/_4$—$^1/_2$ mm, über die ganze Blattfläche zerstreut, oft in Gruppen beisammen stehend, glänzend dunkelbraun. Sporen prismatisch, an beiden Enden abgerundet, mehr oder weniger unregelmässig, 25—40 : 7—14 μ, mit dünner hellbrauner Membran von gleichmässiger Stärke (kaum 1 μ) ohne auffälligen Keimporus. (IV. 4, 5.)

Die mechanischen Vorgänge bei der Ausbildung der Teleutosporenlager bedürfen weiterer Untersuchung. Es scheint, als ob zuerst eine geringe Zahl von Sporen unter der Epidermis entsteht. Die seitlich daneben entstehenden Sporen dringen dann zwischen Epidermis und Cuticula ein und breiten sich über der Epidermis aus. Man findet in der Mitte des Lagers eine Durchbruchstelle in der Epidermis und kann auch mitunter über dieser die Reste einiger emporgehobener Epidermiszellen über den Teleutosporen nachweisen. Sehr vereinzelt scheinen auch kleine Teleutosporenlager auf der Unterseite der Blätter gebildet zu werden.

Durch die Ausbildung der Teleutosporen auf der Oberseite der Blätter, zwischen Epidermis und Cuticula, ist *Melampsora Ribesii-Viminalis* auch in morphologischer Beziehung wohl charakterisirt; die Teleutosporen selbst sind allerdings denen der hypophyllen Formen, *M. Larici-epitea*, *M. Evonymi-Capraearum*, *M. Amygdalinae* etc. fast völlig gleich. Die Uredosporen sind durch ihre runde Gestalt, die Paraphysen durch den meist weiten Stiel und die dünne Wand ausgezeichnet. Im Uebrigen sind die Unterschiede in der Uredogeneration gegen die anderen mit rundlichen oder ovalen Sporen versehenen Formen nur gering.

---

1) Die Beschreibung der Uredosporen ist nach dem durch Kultur erzogenen Material gegeben worden. Im Uebrigen stimmt die Beschreibung mit der im VII. Ber., p. 98 (22) enthaltenen im Wesentlichen überein.

VII. *Melampsora Orchidi-Repentis* (Plowr.).

Von Herrn Seminarlehrer G. R. Pieper erhielt ich einige Blätter von *Orchis latifolia* L. mit Lagern von *Caeoma Orchidis* (Mart.) Wint. aus dem Borsteler Moor (Wurzelmoor) bei Hamburg. Ich benutzte dieselben, um den Plowright'schen Versuch[1]), wonach der genannte Pilz die Aecidienform einer auf *Salix repens* L. lebenden *Melampsora* ist, zu wiederholen, und um zugleich Material zu gewinnen zu einer Vergleichung dieses Pilzes mit den übrigen auf *Salix*-Arten lebenden Melampsoren.

Aussaat des *Caeoma Orchidis*

auf		Erfolg
Salix repens	am 1. Juni	Uredo am 10. Juni.
„ ***aurita***	„ 1. „	Uredo am 18. Juni.
„ *purpurea*	„ 1. „	— — —

Da das Aussehen der Uredolager auf *Salix aurita* dasselbe war, wie auf *Sal. repens*, und sich von dem der übrigen auf *S. aurita* erzogenen Pilze durch die geringe Grösse und den mehr rothen Ton des Orange der Lager unterschied, kann ich nicht zweifeln, dass der Erfolg auf *Salix aurita* infolge der Aussaat aufgetreten und damit in *Salix aurita* ein neuer Wirth der *Melampsora Repentis* Plowr. gefunden ist.

Da von Plowright seinerzeit eine Beschreibung des Pilzes nicht gegeben ist, lasse ich jetzt eine solche folgen:

Caeomalager auf grossen blass gelblich verfärbten Flecken der Blätter von *Orchis latifolia* L., *O. macaluta* L. (Plowright) und wahrscheinlich noch anderer einheimischer Orchidaceen[2]), in Gruppen oder in ringförmiger Anordnung beisammen, oft zusammenfliessend, ziemlich gross, 1—2 mm, lebhaft orangegelb. Sporen bei ovaler oder rundlicher Grundform meist mehr oder weniger polygonal, 15—20 : 11—15 μ; Membran dünn, 1—1,5 μ, sehr feinwarzig, Warzenabstand weniger als 1 μ, Warzenstructur nur in der äussersten Schicht entwickelt. Spermogonien kaum

1) Plowright, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. I 1891, p. 131.

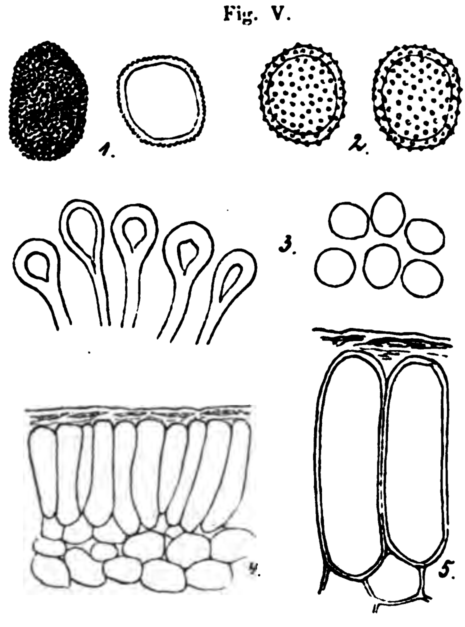
2) Ich selbst sah den Pilz noch auf *Platanthera chlorantha* Custer. Als weitere Nährpflanzen werden angegeben: *O. militaris* L., *sambucina* L., *Gymnadenia conopea* L., *Ophrys muscifera* Huds., *Listera ovata* R. Br.

hervortretend und die Epidermis wenig emporhebend, mit flachem Hymenium, gern unter Spaltöffnungen, ca. 170 μ breit, 80 μ hoch. (V. 1.)

Uredolager auf der Unterseite der Blätter von *Salix repens* L. und *S. aurita* L., sehr klein, kaum $^{1}/_{4}$—$^{1}/_{2}$ mm, auf *S. aurita* wenig grösser, lebhaft tief orange, oberseits gelbe Flecken erzeugend. Sporen rund oder rundlich-oval, 13—17 : 12—14 μ; Membran etwa 1,5 μ dick, über die ganze Oberfläche stachelwarzig, Warzenabstand nur etwa 1,5 μ. Paraphysen meist kopfig mit dünnem Stiel, 40—70 μ lang, Kopf 16—20 μ, Stiel 3—5 μ dick, Membran des Kopfes 2—5 μ dick. (V. 2, 3.)

Teleutosporenlager auf der Blattunterseite, einzeln auch auf der Oberseite, unter der Epidermis gebildet, klein, dunkelbraun. Sporen 16—48 : 7—14 μ, prismatisch, an beiden Enden abgerundet, mitunter etwas unregelmässig. Membran hellbraun, von gleichmässiger Stärke, etwa 1 μ, ohne auffälligen Keimporus. (V. 4, 5.)

Fig. V.



Melampsora Orchidi-Repentis.
1. Caeomasporen $^{824}/_{1}$.
2. Uredosporen $^{824}/_{1}$.
3. Uredosporen und Paraphysen $^{824}/_{1}$.
4. Theil eines Teleutosporenlagers $^{324}/_{1}$.
5. Teleutosporen $^{824}/_{1}$.

Von *Mel. Larici-epitea* und den dieser nahestehenden Arten ist *Mel. Repentis* in der Uredo- und Teleutosporengeneration morphologisch kaum zu trennen. Als charakteristisch sehe ich an die runde Gestalt, geringe Grösse, dünne Membran und besonders die feine Bestachelung der Uredosporen, ferner vielleicht die Dickwandigkeit der Paraphysen.

Ich mache den Vorschlag, in dem Speciesnamen durch Zufügung des Wortes *Orchidi-*, natürlich unter Wahrung der Autorschaft Plowright's, die Heteröcie zum Ausdruck zu bringen.

VIII. *Melampsora Larici-epitea* Kleb.

Zu einer Wiederholung der Versuche über *Melampsora Larici-epitea* verwandte ich das *Caeoma Laricis*, welches ich bei der Aussaat der *Melampsora* auf *Salix cinerea* von Steinbek erhalten hatte, die gleichzeitig *Larix* und *Evonymus* inficirte (s. Capitel V). Es wurden damit die folgenden Aussaaten ausgeführt:

Aussaat auf		Erfolg
Salix cinerea tricolor	am 13. Juni	Uredo am 28. Juni.
„ ***aurita***	„ 13. „	Uredo am 28. Juni.
„ *viminalis*	„ 13. „	— — —
„ ***hippophaëfolia*** (?) B	„ 13. „	Uredo am 28. Juni.
„ *amygdalina*	„ 13. „	— — —
„ *hippophaëfolia* (?) Sp.	„ 13. „	— — —
„ ***fragilis***	„ 13. „	Uredo am 14. August.
„ *alba argentea*	„ 13. „	— — —
„ ***purpurea***	„ 15. „	Uredo am 3. Juli.
„ *alba vitellina*	„ 16. „	— — —
„ *purpurea* × *viminalis*	„ 30. „	— — —
„ ***viminalis***	„ 30. „	Uredo am 12. Juli.
„ *cinerea viminalis*	„ 30. „	— — —

Diese Versuche ergeben im Wesentlichen eine Bestätigung der im vorigen Jahre erzielten Resultate[1]). Als neue Nährpflanze tritt nach denselben *Salix purpurea* L. hinzu. Auffällig erscheint es, dass *Salix viminalis* zunächst nicht und erst bei der zweiten Aussaat inficirt wurde, sowie dass auf den Bastarden *S. purpurea* × *viminalis* und *S. cinerea* × *viminalis* kein Erfolg erzielt wurde. Auch *Salix fragilis* wurde nicht bei der ersten Aussaat, sondern erst nach Wiederholung derselben inficirt. Das späte Datum (14. August) erklärt sich dadurch, dass ich den Erfolg erst nach einer Abwesenheit von vier Wochen feststellen konnte. *Salix fragilis* verhielt sich auch bei den verschiedenen Versuchen des vorigen Jahres etwas ungleich.

Eine befriedigende Erklärung dieses Verhaltens kann auf Grund der wenigen vorliegenden Versuche nicht gegeben werden. Möglicherweise handelt es sich um beginnende Specialisirungen des Pilzmaterials, veranlasst durch die Natur der bisherigen Nähr-

1) VII. Ber., p. 89—94 (13—18).

pflanzen, vielleicht um individuelle Eigenthümlichkeiten der Versuchspflanzen oder um irgendwelche andere nicht controlirte zufällige Einflüsse während des Versuchs. Es wäre verfrüht, nach dieser Hinsicht irgend welche Schlüsse ziehen zu wollen.

Auf ein Verhältniss, das hierbei möglicherweise auch eine Rolle spielen kann, möchte ich jedoch noch hinweisen.

Unter den durch die Versuche festgestellten Nährpflanzen der *Melampsora Larici-epitea* sind *Salix cinerea*, *S. aurita*, *S. viminalis* und *S. hippophaëfolia* (?) diejenigen, auf denen ich den Pilz im Freien bisher ausschliesslich gefunden habe. Durch die Kulturversuche ist festgestellt, dass derselbe auch *S. Capraea*, *S. purpurea* und *S. fragilis* zu befallen vermag. Danach wird er ohne Zweifel auch auf diesen Pflanzen in der Natur gelegentlich vorkommen; indessen scheint er auf denselben nicht den eigentlichen Boden zu seiner Entwickelung zu finden. Es könnte sich hier also um Nährpflanzen zweiter Ordnung handeln, die in Folge geringerer Empfänglichkeit nur unter besonderen Umständen inficirt werden. Aehnliche Verhältnisse kommen auch bei anderen Rostpilzen vor; so ist z. B. für *Melampsora Larici-Capraearum* *Salix Capraea* der eigentliche Träger, *Sal. aurita* dagegen ein Wirth, der nur selten oder schwierig befallen wird. Ebenso scheint nach den bisherigen Versuchen *Salix viminalis* der Haupt-Teleutosporenwirth zu sein für *Mel. Ribesii-Viminalis*, *Sal. cinerea* oder *aurita* für *M. Evonymi-Capraearum* u. s. f.

[illegible] den Versuchen mit *Melampsora Ribesii-viminalis* (s. Ca- [illegible] Infection auf *Larix* erhalten worden. [illegible] Mischung der *Mel. Ribesii-Viminalis* mit [illegible] Mit dem erhaltenen Lärchencaeoma wurde [illegible] Exemplare von *Salix viminalis* erfolgreich inficirt. [illegible] Bei der Weiterkultur bildeten [illegible] der Unterseite der Blätter, so [illegible] Zugehörigkeit des Pilzes zu *Melampsora Larici-* [illegible] Mischung der *Melampsora Ribesii-Viminalis* [illegible]

IX. *Melampsora Larici-Capraearum* Kleb.

[illegible] Steinbek, wo *Caeoma Evonymi* [illegible] das zu den erfolgreichen [illegible] Material auf *Salix cinerea* ent-



nommen hatte, sammelte ich auch eine *Melampsora* auf *Salix Capraea*, die in ihren Teleutosporen mit *Melampsora Larici-Capraearum* übereinstimmte. Die Aussaatversuche brachten folgendes Ergebniss (vgl. Capitel V dieser Arbeit):

Aussaat am 22. Mai auf	Erfolg
Larix decidua	am 5. Juni Spermogonien, später Caeoma.
Evonymus europaea	— — —
Salix capraea	— — —

Der Pilz ist also *Mel. Larici-Capraearum* und hat keine Beziehungen zu *Caeoma Evonymi*. Zugleich wird das früher gefundene Resultat, wonach die Sporidien dieser *Melampsora* die Teleutosporennährpflanze nicht direct zu inficiren vermögen, bestätigt[1]).

Das erhaltene Caeoma wurde zur weiteren Prüfung der Empfänglichkeit von *Salix aurita* und *cinerea* verwendet[2]).

Aussaat am 12. Juni auf	Erfolg
Salix Capraea	Uredo am 25. Juni.
„ *cinerea tricolor*	— — —
„ *aurita*	— — —

Die auf *Salix Capraea* entstandenen Uredosporen wurden in der Folgezeit wiederholt auf *Salix aurita* und *S. cinerea* übertragen. Am 11. Juli zeigte sich endlich auf ***Salix aurita*** ein spärlicher Erfolg. Als die Pflanze am 14. August wieder untersucht wurde, fanden sich auf der Oberseite einiger Blätter vereinzelte Teleutosporenlager vor. Auf *Salix cinerea* wurde kein Erfolg bemerkt. Hierdurch ist experimentell bestätigt, dass *Mel. Larici-Capraearum* sich auf *Salix aurita* zu entwickeln vermag, indessen ist diese Weide, wie schon in Capitel VIII (*Mel. Larici-epitea*) bemerkt wurde, keiner der Wirthe, der für die Verbreitung des Pilzes in der Natur eine grössere Rolle spielt. *Salix cinerea* scheint unempfänglich gegen den Pilz zu sein, indessen bleibt das Verhalten dieser Weidenart weiter zu prüfen.

---

1) VII. Ber., p. 140 (26). Siehe ferner Klebahn, Ein Beitrag zur Getreiderostfrage. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. VIII, 1898, p. 341 (21).

2) VII. Ber., p. 138 (24).

Ausser den vorstehend besprochenen Versuchen mit Weidenmelampsoren wurden noch einige Aussaaten mit den Melampsoren auf *Salix alba* L. und *Salix purpurea* L. gemacht. Diese führten jedoch wegen ungenügender oder gänzlich fehlender Keimfähigkeit des Materials zu keinem Resultate. Ich sehe deshalb auch einstweilen von einer Beschreibung der betreffenden Pilze ab.

X. Systematik der Weidenmelampsoren.

Die vor einigen Jahren noch recht dunkle Systematik der Weidenmelampsoren ist durch die jetzt vorliegenden Untersuchungen soweit geklärt, dass die Lebensgeschichte der in Norddeutschland verbreitetsten Formen festgestellt und damit eine Grundlage für weitere Forschung gegeben ist.

Gut bekannt sind jetzt acht Arten[1]), die ich mit neuen, ihre biologischen Verhältnisse thunlichst ausdrückenden Namen, meist Doppelnamen, bezeichnet habe. Eine Identificirung dieser Arten mit den sechs von F. v. Thümen[2]) und mit den vier von Schroeter[3]) und von De Toni[4]) unterschiedenen Arten ist nicht möglich, da keiner dieser Autoren die wirklich charakteristischen Merkmale hervorhebt, da die Sporen nur sehr ungenügend, die Teleutosporen zum Theil gar nicht untersucht waren, und da die Bestimmung nach den Nährpflanzen allein irre leiten musste. Ich habe im Nachfolgenden versucht, die älteren Namen, soweit es möglich ist, mit den neuen zusammenzustellen. Wer es liebt, Prioritätsangelegenheiten zu entscheiden, mag versuchen, ob es gelingt, den einen oder den andern der älteren Namen zu retten. Ich muss aber noch darauf hinweisen, dass unter den älteren Namen auch noch alle diejenigen Formen mit inbegriffen sind, die mir bisher nicht vorgelegen haben, von einheimischen also insbesondere die Melampsoren auf *Salix alba*, *S. purpurea* und

---

1) Ich setze dabei voraus, dass die Verschiedenheit der *Mel. Larici-Daphnoidis* von *M. Larici-epitea* sich durch weitere Untersuchung bestätigen wird.

2) Thümen, Mittheil. a. d. forstl. Versuchswesen Oesterreichs Bd. II, Heft 1, Wien 1879.

3) Schroeter, Pilze, in Cohn, Kryptogamenflora von Schlesien, Bd. I, p. 360 u. 361.

4) De Toni in Saccardo, Sylloge VII, No. 2106, 2108, 2109, 2110, p. 587 ff.

S. fragilis; es ist kaum zu bezweifeln, dass es unter diesen und unter den Melampsoren der hier nicht heimischen Weiden noch verschiedene, mindestens biologisch selbstständige Formen geben wird. Fast ganz vermissen wird man in meiner Zusammenstellung den Namen *Mel. mixta* (Lk.) Thüm. Es ist mir bis heute unklar, welcher Pilz darunter von den Autoren verstanden worden ist.

Bei der nachfolgenden Uebersicht sind, soweit es möglich war, die morphologischen Unterschiede zu Grunde gelegt, in erster Linie die Eigenthümlichkeiten der fast stets vorhandenen Uredosporen, in zweiter Linie die der Teleutosporen. Die Arten der Gruppe C sind morphologisch kaum von einander verschieden, hier musste also die Biologie, die Wahl des Caeomawirthes, die entscheidenden Merkmale abgeben; eine sichere Bestimmung der Pilze dieser Gruppe wird im Allgemeinen nur durch Kulturversuche möglich sein. Auch die auf der Lärche lebenden Caeoma-Formen können nur durch das Experiment sicher unterschieden werden; von einer Benutzung ihrer geringen Unterschiede ist in der Zusammenstellung daher abgesehen worden.

Eine der Weidenmelampsoren ist als autöcisch erkannt worden. Von dieser abgesehen hat bis jetzt für keine der Formen die Angabe einiger Autoren[1], dass die Sporidien die Weiden selbst zu inficiren vermögen, sich bestätigen lassen.

Melampsora-Arten der Weiden.

I. Uredosporen länglich-oval bis keulenförmig, Membran am oberen Ende glatt. Teleutosporen auf der Blattunterseite unter der Epidermis gebildet, Membran von gleichmässiger Stärke.

A. Autöcisch, Caeoma auf der Teleutosporennährpflanze.

1. ***M. Amygdalinae*** [*M. Castagnei* Thüm. pro parte?; *M. Vitellinae* (DC.) Thüm. in Schroeter et in De Toni pro parte] auf *Salix amygdalina* L. und *S. pentandra* L. (? auf *S. hippophaëfolia* Thuill.). Uredosporen 19—32 μ lang.

---

1) v. Thümen, Mittheil. a. d. forstl. Versuchswesen Oesterreichs, Bd. II, Heft I, p. 8. — Hartig, Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Berlin 1874. (Citirt nach Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., II. Bd., p. 199).

B. Heteröcisch[1]).

2. ***M. Larici-Pentandrae*** [*M. Castagnei* Thüm. pro parte?: *M. Vitellinae* (DC.) Thüm. in Schroeter et in De Toni pro parte] auf *Salix pentandra* L. und wahrscheinlich auf *S. cuspidata* Schultz, Caeoma auf *Larix decidua* Mill. Uredosporen 26—44 μ lang.

II. Uredosporen rund oder oval, Membran über die ganze Fläche entfernt stachelwarzig (bis jetzt nur heteröcische Arten bekannt).

A. Teleutosporen auf der Blattoberseite zwischen Epidermis und Cuticula gebildet. Membran der Teleutosporen am oberen Ende stark verdickt und mit auffälligem Keimporus versehen.

3. ***M. Larici-Capraearum*** [*M. Capraearum* (DC.) Thüm. pro parte; *M. farinosa* (Pers.) Schroeter pro parte[2])] auf *Salix Capraea* L., seltener auf *Salix aurita* L., Caeoma auf *Larix decidua* Mill.

B. Teleutosporen auf der Blattoberseite zwischen Epidermis und Cuticula gebildet. Membran der Teleutosporen oben nicht verdickt und ohne bemerkbaren Keimporus.

4. ***M. Ribesii-Viminalis*** [*M. Hartigii* Thüm. pro parte in Rostrup; *M. epitea* (Kze et Schm.) Thüm. in Schroeter pro parte; *M. epitea* (Kze et Schm.) Thüm. in Dietel] auf *Salix viminalis* L. und anscheinend auch auf *S. purpurea* L., Caeoma auf *Ribes Grossularia* L., *rubrum* L., *nigrum* L., *alpinum* L.

C. Teleutosporen auf der Blattunterseite gebildet, von der Epidermis bedeckt. Membran der Teleutosporen ohne Verdickung und ohne auffälligen Keimporus.

a) Caeoma auf *Larix decidua* Mill.

α. Uredosporen rundlich oder oval, Stachelwarzen ca. 2 μ entfernt.

5. ***M. Larici-epitea*** [*M. Capraearum* (DC.) Thüm. pro parte; *M. farinosa* (Pers.) Schroet. pro parte; *M. epitea* (Kze et Schm.) Thüm. pro parte] auf *Salix viminalis* L., *aurita* L., *cine-*

---

1) Hierher wird vermuthlich noch *Mel. Galanthi-Fragilis* zu stellen sein, cfr. Schroeter, Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur, 71. Jahresber. 1893. Bot. Sect., p. 32.

2) *Mel. farinosa* (Pers.) Schroet. in Dietel, Uredinales, p. 43, ist nach der [illegible]dung = *M. Larici-Capraearum*, während Dietel nach Nielsen und Rostrup [illegible] *Evonymi* dazurechnet.

rea L., seltener auf *S. Capraea* L., *fragilis* L., *purpurea* L., ferner häufig auf einer hybriden Weide, die wahrscheinlich *S. hippophaë-folia* Thuill. (= *S. triandra* × *viminalis*) ist.

β. Uredosporen etwas mehr länglich, oft etwas zugespitzt. Stachelwarzen bis 3 μ entfernt [1]).

6. ***M. Larici-Daphnoidis*** [*M. Hartigii* Thüm. pro parte?; *M. epitea* (Kze et Schm.) Thüm. in De Toni pro parte] auf *Salix daphnoides* Vill., vielleicht auch auf *S. viminalis* L.

b) Caeoma auf *Evonymus europaea* L. Uredosporen rundlich, Stachelwarzen etwa 2 μ entfernt.

7. ***M. Evonymi-Capraearum*** [*M. Capraearum* (DC.) Thüm. pro parte; *M. farinosa* (Pers.) Schroet. pro parte; *M. epitea* (Kze et Schm.) Thüm. pro parte [2])] auf *Salix cinerea* L., *S. aurita* L., auch auf *S. Capraea* L. und *S. cinerea* × *viminalis*.

c) Caeoma auf *Orchis latifolia* L. und andern Orchidaceen. Uredosporen rundlich, Stachelwarzen nur etwa 1,5 μ entfernt.

8. ***M. Orchidi-Repentis*** (Plowr.) [*M. Capraearum* (DC.) Thüm. pro parte; *M. farinosa* (Pers.) Schroet. pro parte?; *M. mixta* (Lk.) Thüm. pro parte?] auf *Salix repens* L. und *S. aurita* L. [3]).

Nicht unwillkommen wird auch eine Zusammenstellung der bis jetzt genauer untersuchten Pilze nach den Wirthen sein; ich habe dabei die auf den betreffenden Wirthen besonders häufigen Pilze durch ein Ausrufungszeichen (!) ausgezeichnet:

Salix pentandra L.: *Mel. Larici-Pentandrae! Mel. Amygdalinae.*

Salix fragilis L.: *Mel. Larici-Pentandrae. Mel. Larici-epitea.*

Salix fragilis × pentandra: *Mel. Larici-Pentandrae.*

Salix amygdalina L.: *Mel. Amygdalinae!*

---

1) Eine scharfe morphologische Unterscheidung ist auf Grund dieser Merkmale wohl nicht möglich.

2) Seinem morphologischen Verhalten nach hätte man den Pilz zu *M. epitea* stellen müssen.

3) In die Gruppe C dürfte noch die neuerdings von Jacky (Berichte d. schweiz. bot. Gesellsch. IX, 1899) bearbeitete *Melampsora* auf *Salix herbacea* L. (*M. alpina* Juel), Caeoma auf *Saxifraga oppositifolia* L., einzuordnen sein. Die Uredosporen sollen hauptsächlich auf der Blattoberseite entstehen.

Salix hippophaëfolia Thuill.? *(amygdalina × viminalis): Mel. Amygdalinae? Mel. Larici-epitea?*
Salix daphnoides Vill.: *Mel. Larici-Daphnoidis.*
Salix purpurea L.: *Mel. Larici-epitea. Mel. Ribesii-Viminalis.*
Salix viminalis L.: *Mel. Larici-epitea! Mel. Ribesii-Viminalis! Mel. Larici-Daphnoidis?*
Salix Capraea L.: *Mel. Larici-Capraearum! Mel. Larici-epitea. Mel. Evonymi-Capraearum.*
Salix cinerea L.: *Mel. Evonymi-Capraearum. Mel. Larici-epitea!*
Salix aurita L.: *Mel. Larici-Capraearum. Mel. Larici-epitea! Mel. Evonymi-Capraearum. Mel. Orchidi-Repentis.*
Salix cinerea × viminalis: *Mel. Evonymi-Capraearum.*
Salix repens L.: *Mel. Orchidi-Repentis!*

XI. *Thecopsora Padi* (Kunze et Schm.).

Unter den als heteröcisch bekannten Rostpilzen aus der Gruppe der Melampsoreen bildet die überwiegende Mehrzahl ihre Aecidien auf Coniferen, und sämmtliche auf Coniferen vorkommenden Aecidien stehen, soweit ihre Heteröcie bekannt ist, mit Teleutosporen aus der Gruppe der Melampsoreen in Zusammenhang.

Auf Grund dieses Gedankenganges war es mir im vorigen Jahre gelungen, den Wirthswechsel des *Pucciniastrum Epilobii* aufzufinden (vergl. Capitel XIV dieser Arbeit), und dieselben Gedanken leiteten mich bei einer Reihe von Versuchen, die ich in diesem Sommer mit *Thecopsora Padi* (Kze. et Schm.) [= *Th. areolata* (Wallr.) Magn. = *Pucciniastrum Padi* (Kze. et Schm.) Dietel] [1]) vornahm.

Das Material des Pilzes verdanke ich Herrn O. Jaap, der es im Herbst 1898 in der Gegend von Meckelfeld bei Harburg sammelte. Nach der Ueberwinterung erwies sich dasselbe im Mai 1899 als vortrefflich keimfähig.

Aussaaten wurden vorläufig nur auf *Prunus Padus* und auf den vier einheimischen Nadelhölzern vorgenommen. Letztere wurden auf den jungen diesjährigen Trieben besät. Die Versuche sind folgende:

---

1) Ich enthalte mich einstweilen eines Urtheils darüber, welcher dieser Bezeichnungen der Vorzug zu geben ist.

Aussaat der *Thecopsora Padi* auf

Abies pectinata DC.	am	15. Mai.
Larix decidua Mill.	„	15. „
Picea excelsa Lk.	„	25. „
Abies pectinata DC.	„	25. „
Larix decidua Mill.	„	25. „
Prunus Padus L.	„	25. „
Larix decidua Mill.	„	27. „
Pinus silvestris L.	„	8. Juni.
Picea excelsa Lk.	„	8. „

Nach der sonst bei Rostpilzinfectionen gewöhnlichen Zeit (8—20 Tage) trat auf keiner der Versuchspflanzen ein Erfolg ein. Da insbesondere *Prunus Padus* während des ganzen Sommers pilzfrei blieb, so ist der Schluss gerechtfertigt, dass *Thecopsora Padi* allerdings, wie vorausgesetzt worden war, heteröcisch ist. In Bezug auf das Aecidium selbst aber konnte aus den Versuchen zunächst nur gefolgert werden, dass es nicht zu den auf den Nadeln sich rasch entwickelnden gehört und daher wahrscheinlich nicht auf der Lärche lebt, aber nicht, dass es überhaupt nicht auf einer der genannten Coniferen vorkomme.

Es war also eine weitere Beobachtung der besäten Pflanzen erforderlich, und diese führte denn auch bald darauf zu einem sehr merkwürdigen, allerdings noch nicht abschliessenden Resultate. Als ich in den ersten Julitagen die Versuchspflanzen wieder einmal revidirte, fiel mir an einer der beiden Fichten *(Picea excelsa)* ein eigenthümlicher Geruch auf, der lebhaft an den Geruch der Rostpilze im Spermogoniumzustande erinnerte. Einige Tage später wurde der Geruch an der zweiten Fichte ebenfalls wahrnehmbar, und es konnten auch einige Zweige bezeichnet werden, an denen der Geruch besonders auffällig war. Spermogonien liessen sich indessen bei der Untersuchung mit blossem Auge und mit der Lupe nicht auffinden; der mikroskopischen Untersuchung wollte ich die betreffenden Zweige zunächst nicht opfern. Der Geruch hielt etwa acht Tage an. Zugleich nahm die Rinde der Zweige eine etwas gelbliche Färbung an, auch schien eine gelinde Anschwellung einzutreten, und einzelne Nadeln wurden braun, vertrockneten und fielen ab. Während meiner Abwesenheit vom 14. Juli bis 12. August fingen einige der inficirten Triebe an abzusterben. Deshalb wurden mehrere derselben von Herrn Reissner abgeschnitten und in

Alkohol conservirt. Gegenwärtig (24. August) sind einige der inficirten Triebe von der Spitze an abgestorben, andere dagegen noch frisch. Die abgeschnittenen Triebe habe ich der mikroskopischen Untersuchung unterzogen. Dabei ergab sich die Anwesenheit eines reichentwickelten Pilzmycels in dem Rindengewebe, sowohl an der Spitze der Triebe in der Nähe der neuen Knospen wie auch am Grunde derselben in der Nähe des vorjährigen Holzes. Das Mycel ist im Wesentlichen intercellular, sendet aber haustorienartige Fäden in die Zellen hinein. Nach seinem Aussehen liegt kein Grund vor, daran zu zweifeln, dass es ein Rostpilzmycel und die Folge der obigen Aussaatversuche ist. Spermogonien wurden auch bei der mikroskopischen Untersuchung nicht gefunden.

Nach dem Ergebniss dieser Versuche kann man kaum zweifeln, dass *Thecopsora Padi* mit einem auf der Fichte (*Picea excelsa* Lk.) lebenden Aecidium in genetischem Zusammenhange steht.

Dagegen kann man nur Vermuthungen äussern über die Frage, um welches Aecidium es sich handeln könnte. *Aecidium coruscans* Fr., die einzige noch bekannte isolirte Aecidienform der Laubtriebe, ist seiner geographischen Verbreitung wegen wohl ausgeschlossen. Es müsste sich also eine bisher übersehene Form entwickeln. Da aber die inficirten Triebe absterben, was allerdings auch ein Folge zu starker Infection sein könnte, so kann man auch vermuthen, dass der Pilz auf den Trieben nicht den rechten Boden zu seiner Entwickelung findet; unter diesen Umständen liegt es nahe, an einen der zapfenbewohnenden Rostpilze, *Aec. strobilinum* (Alb. et Schw.) Reess oder *Aec. conorum Piceae* Reess zu denken[1]). Da eine Infection junger Fichtenzapfen mit grossen Schwierigkeiten verknüpft und nur unter zufälligen besonders günstigen Umständen ausführbar sein dürfte, wird man, falls eine Weiterentwickelung auf den Zweigen nicht stattfinden sollte, Infectionsversuche auf *Prunus Padus* mittels der Zapfenaecidien versuchen müssen.

---

1) *Aecidium strobilinum* ist zwar nicht bei Meckelfeld, aber im Sachsenwalde bei Ochsenbek von Herrn Jaap und bei Friedrichsruh von mir selbst gefunden worden. Wiederum ist *Thecopsora Padi* aus dem Sachsenwalde noch nicht bekannt. cfr. Brick, Beitrag zur Pilzflora des Sachsenwaldes. Verh. naturwiss. Verein Hamburg, 1897, p. 33. Kürzlich fand ich *Thecopsora Padi* bei Niendorf neben Fichten, die noch keine Zapfen bilden.

XII. *Aecidium elatinum* Alb. et Schwein.

Ueber den Wirthswechsel des die Hexenbesen der Weisstanne erzeugenden *Aecidium elatinum* Alb. et Schwein. ist bisher noch nichts bekannt geworden. In meinem Berichte vom Jahre 1893[1]) konnte ich eine Reihe von Versuchen mittheilen, aus denen mit Sicherheit nur das eine hervorzugehen schien, dass eine Vermuthung R. v. Wettsteins[2]) in Bezug auf den Zusammenhang mit einem auf *Campanula*-Arten lebenden *Coleosporium* sich nicht bestätigte. Ferner wurden damals vergebliche Aussaaten gemacht auf Arten von *Paeonia*, *Balsamina*, *Petasites*, *Sonchus*, *Pulsatilla*, *Pirola*, *Vaccinium*, *Epilobium* und *Circaea*.

Da der Hexenbesenrost in Norddeutschland nicht vorzukommen scheint und die Versuche mit einheimischen Pilzen mich genügend in Anspruch nahmen, bin ich mehrere Jahre hindurch nicht dazu gekommen, weitere Versuche mit dem Pilze anzustellen, ohne dass ich darum an dieser besonders interessanten Frage das Interesse verloren hätte. Infolge der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. F. Oltmanns in Freiburg i. B. war ich diesen Sommer im Stande, eine neue Versuchsreihe anzustellen, und, wie es scheint, mit dem erwünschten Erfolge. Herr Prof. Oltmanns theilte mir auf eine gelegentliche Anfrage mit, dass die Hexenbesen bei Freiburg leicht zu erlangen seien, und sandte mir im Juni ein lebendes Exemplar.

Die Sporenbildung war an diesem Hexenbesen keine besonders reichliche mehr. Um die Sporen zu erhalten, mussten die Zweige und Nadeln mit einem etwas steifhaarigen Pinsel abgebürstet werden. Dabei wurden die abfallenden Sporen theils auf einer Glasplatte, theils auf den zu inficirenden Blättern selbst aufgefangen.

Die besäten Pflanzen sind folgende:

Abies pectinata DC.	am 26. Juni.
Prunus Padus L.	„ 26. „
Sorbus aucuparia L.	„ 26. „
Vaccinium Vitis Idaea L.	„ 26. „
„ *Myrtillus* L.	„ 26. „

---

1) II. Ber., p. 11.

2) R. v. Wettstein, Sitzungsberichte der k. k. zool.-botan. Gesellschaft in Wien XL, p. 44.

Vaccinium uliginosum L.	„	26. Juni.
„ *Oxycoccos* L.	„	26. „
Pirola minor L.	„	26. „
„ *rotundifolia* L.	„	26. „
„ *secunda* L.	„	26. „
Circaea lutetiana L.	„	28. „
Linum usitatissimum L.	„	28. „
Stellaria Holostea L.	„	28. „
Agrimonia Eupatoria L.	„	29. „
Vincetoxicum officinale Moench	„	29. „
Hypericum perforatum L.	„	29. „
Carpinus Betulus L.	„	1. Juli.
Epilobium roseum Retz.	„	1. „
„ *montanum* L.	„	1. „
Spiraea Aruncus L.	„	1. „

Mit Ausnahme von *Carpinus Betulus* wuchsen sämmtliche Pflanzen in Töpfen und standen im Gewächshause, in den ersten Tagen nach der Aussaat mit einer Glasglocke bedeckt. Nur *Carpinus Betulus* wurde im Freien auf bezeichneten Blättern besät.

Am 11. Juli bemerkte ich auf den Blättern von ***Sorbus aucuparia*** (3 Exemplare) schwach gelbliche Flecken und auf der Unterseite winzige, blass-bräunliche Uredolager, die als zu *Ochropsora Sorbi* (Oud.) Dietel gehörig bestimmt wurden.

Hieraus würde zu schliessen sein, dass *Ochropsora Sorbi* die gesuchte Teleutosporengeneration des *Aecidium elatinum* ist. Gegen diesen Schluss muss ich allerdings noch einen Einwand geltend machen. Die Versuchspflanzen waren vorher zu Aussaaten des *Peridermium Pini* (Willd.) Kleb. verwendet worden, und zwar am 28. Mai und am 5. Juni (vergl. das folgende Capitel). Sie waren aber bis zum 26. Juni pilzfrei geblieben und daher, da sich Uredoinfectionen in der Regel in weniger als 20 Tagen entwickeln, unbedenklich zu dem neuen Versuche verwandt worden. Nun wäre es ja aber doch möglich, dass es sich noch um einen Erfolg der Aussaat des *Peridermium Pini* gehandelt hätte. Das wäre an sich ein fast noch interessanteres Resultat als die Aufklärung des Wirthswechsels des *Aecidium elatinum*, da es bisher trotz vieler Mühe nicht gelungen ist, die Teleutosporen des *Peridermium Pini* aufzufinden. Aber das Resultat des vorliegenden Versuches ist infolgedessen nicht genügend entscheidend. Auch erhebt sich

die Frage, ob die *Ochropsora* nicht auch vielleicht infolge einer spontanen Infection entstanden sein könnte.

Um womöglich noch in diesem Sommer Sicheres zu ermitteln, machte ich noch je einen Aussaatversuch mit den Resten der Sporen von *Aecidium elatinum* und *Peridermium Pini* auf zwei Exemplaren von *Sorbus aucuparia*, erhielt jedoch keinen Erfolg mehr, vermuthlich, weil die Sporen nicht mehr keimfähig waren.

Wenn ich es nach den vorliegenden Versuchen dennoch für wahrscheinlich halte, dass die Infection infolge der Aussaat des *Aecidium elatinum* entstanden und die *Ochropsora Sorbi* also die Teleutosporengeneration dieses Aecidiums ist, so bestimmen mich dazu folgende Verhältnisse:

1. *Ochropsora Sorbi* ist mir selbst im Freien noch nie begegnet und, soweit ich weiss, in der Umgebung Hamburgs und im nordwestlichen Deutschland überhaupt noch nicht gefunden. Auch an dem Orte, von wo die Versuchspflanzen stammen (Niendorf bei Hamburg), fehlt sie. Dies schliesst eine spontane Infection aus und spricht auch gegen den Zusammenhang mit *Peridermium Pini*.

2. Während eines Aufenthaltes in Brunshaupten an der Ostsee im Juli und August suchte ich in dem dortigen Kiefernwalde, wo *Peridermium Pini*[1]) nach meinen eigenen Beobachtungen mehrfach, nach den Angaben des Försters sogar vielfach auftritt, auf den häufig und auch in der Nähe befallener Kiefern vorkommenden Ebereschen vergeblich nach *Ochropsora Sorbi*. Auch diese Beobachtung spricht gegen den Zusammenhang mit dem Kiefernrost.

3. Die Incubationszeit passt gut für eine Infection durch *Aecidium elatinum* (26. Juni bis 11. Juli = 15 Tage); sie wäre sehr ungewöhnlich, falls *Peridermium Pini* die Infection veranlasst hätte (28. Mai, bezw. 5. Juni bis 11. Juli = 44 bezw. 36 Tage).

4. In der Umgebung von Freiburg i. Br., von wo mein Versuchsmaterial des *Aecidium elatinum* stammte, und wo, wie überhaupt im Schwarzwalde, dieser Pilz häufig auftritt[2]), kommt auch *Ochropsora Sorbi* vor. Herr Prof. v. Lagerheim in Stockholm, dem wir eine Aufzeichnung darüber verdanken[3]), schreibt

---

1) Nicht *Peridermium Cornui* Rostr. et Kleb. [= *Cronartium asclepiadeum* (Willd.) Fr.], denn *Vincetoxicum officinale* Moench fehlt der dortigen Flora.

2) De Bary, Botan. Ztg. 1867, p. 257—264.

3) Lagerheim, Mittheil. d. badischen botan. Vereins No. 55 u. 56, 1888, p. 44—45.

mir über seinen Fundort (zwischen dem Waldsee und dem Sternwald): „An der Localität bei Freiburg, wo ich den Pilz auffand, kam in der That das *Aecidium elatinum* vor, wie ich mich noch ganz gut erinnere", und Herr Lehrer Stierlin in Freiburg, der den mir übersandten Hexenbesen für Herrn Prof. Oltmanns sammelte, theilt mir mit, dass derselbe aus der gleichen Gegend stamme, die v. Lagerheim für *Ochropsora Sorbi* angiebt, nämlich von der Waldseestrasse im Sternwald. Auch Schroeter hat, wie mir Herr Prof. v. Lagerheim mittheilt, die *Ochropsora* bei Freiburg gesammelt, und zwar auf *Spiraea Aruncus*. Ebenso kommt auch in der Gegend von Wien, von wo ich seinerzeit durch Herrn Prof. Dr. R. v. Wettstein Material des Tannenhexenbesens erhielt, *Ochropsora Sorbi* vor[1]). Nach Gobi und Tranzschel[2]) sind auch beide Pilze in Russland im Gouvernement St. Petersburg gefunden, allerdings geben die Verfasser nicht gleiche Fundorte für beide an.

Im Gegensatz zu den letzten Beobachtungen, die für den Zusammenhang des *Aecidium elatinum* mit *Ochropsora Sorbi* sprechen können, möchte ich allerdings nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass Oudemans[3]) für die Niederlande, F. Ludwig[4]) für Reuss und Lindau[5]) für Westfalen das Vorkommen der *Ochropsora* angeben, ohne das Vorhandensein des *Aecidium elatinum* zu erwähnen. Auch in Skandinavien ist, wie mir Herr Prof. v. Lagerheim schreibt, *Aecidium elatinum* nicht bekannt, während *Ochropsora Sorbi* an mehreren Stellen gefunden wurde.

Ich hoffe im nächsten Jahre weitere Versuche anstellen zu können, durch die sich eine Entscheidung leicht ergeben wird. Es sei noch bemerkt, dass P. Dietel[6]) bereits darauf hingewiesen hat, dass *Ochropsora Sorbi* als Aecidiennährpflanze wahrscheinlich eine Conifere habe.

---

1) v. Thümen und Voss, Neue Beiträge zur Pilzflora Wiens. Verh. d. k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien, Jahrg. 1878. p. 612.

2) Gobi und Tranzschel, Die Rostpilze des Gouvernements St. Petersburg etc. Beiträge zur Pilzflora Russlands. St. Petersburg 1891, p. 104 u. 116 (Russisch).

3) Oudemans, Révision des Champignons etc., Verhand. d. k. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. 2. Sectie, Deel II, p. 508.

4) Ludwig, Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora des Fürstenthums Reuss älterer Linie. Mittheil. d. Thür. Botan. Vereins. Neue Folge, Heft V, 1893, p. 27.

5) Lindau, Vorstudien zu einer Pilzflora Westfalens. Jahresber. d. westfäl. Provinzialvereins f. Wiss. u. Kunst. 1891. p. 46.

6) Dietel, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIII, 1895, p. 402.

XIII. *Peridermium Pini* (Willd.) Kleb.

Von dem im Gegensatz zu *Peridermium Strobi* und *P. Cornui* von mir als *P. Pini* bezeichneten Rindenroste der Waldkiefer kennt man trotz vielfacher Bemühungen die Teleutosporen noch immer nicht[1]). Ich benutzte die mir durch zwei Zusendungen gebotene Gelegenheit, um weitere Versuche mit dem Pilze auszuführen. Dabei wurden ausser den bekannten Teleutosporenwirthen der Rindenroste[2]) eine Anzahl anderer Pflanzen besät, die Nährpflanzen verwandter Teleutosporengattungen sind.

Die erste Versuchsreihe wurde mit Material angestellt, das mir Herr O. Jaap von Triglitz gesandt hatte. Besät wurden am 28. Mai (die erwartete Pilzgattung ist in Klammern beigefügt): *Ribes nigrum* L., *Vincetoxicum officinale* Moench *(Cronartium)*, *Prunus Padus* L. *(Thecopsora)*, *Vaccinium Vitis Idaea* L., *Myrtillus* L., *uliginosum* L., *Oxycoccos* L. *(Thecopsora*, bez. *Calyptospora)*, *Pirola minor* L., *rotundifolia* L. *(Thecopsora* bez. *Chrysomyxa)*, *Epilobium hirsutum* L., *montanum* L., *Oenothera biennis* L., *Circaea lutetiana* L., *Agrimonia Eupatoria* L. *(Pucciniastrum)*, *Sorbus aucuparia* L., *Spiraea Aruncus* L. *(Ochropsora)*, *Carpinus Betulus* L., *Linum usitatissimum* L. *(Melampsora)*, *Cerastium arvense* L., *Stellaria Holostea* L., *graminea* L. *(Melampsorella)*, *Pinus silvestris* L. *(Peridermium)*.

Zu der zweiten Versuchsreihe diente ein Material, das ich von Herrn W. Krieger in Königstein (sächsische Schweiz) erhalten hatte. Besät wurden am 5. Juni: *Ribes nigrum*, *Vincetoxicum officinale*, *Paeonia officinalis* L., *peregrina* Mill., *arborea* Don., *tenuifolia* L., *corallina* L., *Gentiana asclepiadea* L., *acaulis* L., *Saponaria* L., *alba* Muhl. *(Cronartium)*, *Vaccinium Vitis Idaea*, *uliginosum*, *Myrtillus*, *Oxycoccos*, *Arctostaphylos officinalis* Wimm. et Grab., *Pirola minor*, *rotundifolia*, *Circaea lutetiana*, *Linum usitatissimum*, *Cerastium arvense*, *Stellaria Holostea*, *Sorbus aucuparia*, *Spiraea Aruncus*, *Pinus silvestris*.

Ein Erfolg wurde auf keiner der Versuchspflanzen wahrgenommen. In Bezug auf *Sorbus aucuparia* vergleiche man

---

1) Klebahn, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. VIII, 1890, p. (64) ff., ferner I. Ber., p. 259 (1) ff.; II. Ber., p. 10; VI. Ber., p. 343 (19); VII. Ber., p 17 (3).

2) Cornu, Compt. rend. t. 32, 1886, p. 930—932. — Klebahn, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. VI, 1888, p. XLVIII; VIII, 1890, p. (61). — E. Fischer, Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. I, Heft 1, p. 90. Bern 1898.

das Capitel über *Aecidium elatinum*. Es sei insbesondere hervorgehoben, dass weder auf *Vincetoxicum officinale*, noch auf *Ribes nigrum* ein Erfolg eintrat. Beide Pilze sind demnach als *Peridermium Pini* (Willd.) Kleb. anzusehen; Beziehungen zu *Cronartium asclepideum* sind ausgeschlossen, und eben so wenig hat sich der von Eriksson[1]) vermuthete, von mir aber schon wiederholt[2]) für unwahrscheinlich erklärte Zusammenhang mit einem *Cronartium* auf *Ribes* für das vorliegende Material erweisen lassen.

Bemerkt sei noch, dass auf den Kiefern, die in den voraufgehenden Jahren mit Rindenrost besät worden sind, um zu prüfen, ob das Aecidium sich selbst reproduciren kann, bis jetzt kein Erfolg wahrnehmbar ist.

XIV. *Pucciniastrum Epilobii* (Pers.) Otth.

Die Versuche mit *Pucciniastrum Epilobii* (Pers.) Otth. wurden mit dem gleichen Erfolge, wie im vorigen Jahre[3]) wiederholt. Mit den keimenden Teleutosporen wurde am 15. Mai eine kleine Tanne *(Abies pectinata)* auf den neu hervorbrechenden Trieben besät. Am 26. Mai war die Infection sichtbar, später wurden schön mit Aecidien besetzte Zweige geerntet.

Mit den erhaltenen Aecidiosporen wurden am 13. Juni besät:

	Erfolg
Epilobium angustifolium L.	Uredo am 29. Juni.
„ *roseum* Retz.	— — —
„ *montanum* L.	— — —
„ *hirsutum* L.	— — —
Oenothera biennis L.	— — —

Da diese Versuche mit Aecidiosporen zu demselben Resultate führten, wie im vorigen Jahre die Aussaaten der Uredosporen, so kann mit einiger Sicherheit geschlossen werden, dass die Form des Pilzes auf *Epilobium angustifolium* von den auf anderen *Epilobium*-Arten vorkommenden Formen biologisch verschieden ist. Man könnte daher die vorliegende, als heteröcisch erkannte Form

1) Eriksson, Centralbl. f. Bacteriologie etc., II. Abtheil. Bd. II, 1896, No. 12, p. 381 u. 392.

2) VI. Ber., p. 343 (19); VII. Ber., p. 17 (3).

3) VII. Ber., p. 23 (9).

vielleicht bis auf weiteres als *P. Abieti-Chamaenerii* (nach der Untergattung *Chamaenerion* Tausch) unterscheiden; ob diese Bezeichnung zweckmässig ist, wird sich allerdings wohl erst dann entscheiden lassen, wenn auch die Biologie der die übrigen *Epilobium*-Arten bewohnenden Rostpilze festgestellt ist.

Was das verwandte *Pucciniastrum Circaeae* (Schum.) Speg. betrifft, so möchte ich hier bemerken, dass ich es diesen Sommer in der Kühlung bei Brunshaupten in Mecklenburg unter Tannen fand. Ich habe mehrere Exemplare von *Circaea lutetiana* L. mit den Uredosporen inficirt, um zu sehen, ob es gelingt, Teleutosporen zu erhalten. Bisher habe ich den Pilz nur im Uredostadium gesehen. Die Uredogeneration vermehrt sich leicht, bringt aber die Blätter rasch zum Absterben.

XV. *Melampsoridium betulinum* (Pers.) Kleb.

Zu nochmaligen Aussaaten mit den Sporidien von *Melampsoridium betulinum*[1]) wurden zwei verschiedene Materialien verwendet. Das eine, von Borstel, wurde am 17. Mai, das andere, von Wittenbergen bei Blankenese, am 25. Mai auf je eine Lärche ausgesät. Die erste Lärche war am 1. Juni, die zweite am 7. Juni inficirt. Von der ersten wurden zahlreiche gut entwickelte Aecidien geerntet, auch auf der zweiten kam eine Anzahl Aecidien zur Reife. Das im vorigen Sommer erhaltene Resultat ist damit bestätigt. Ein Rückinfectionsversuch wurde mit Aecidien von Triglitz gemacht. Unter mehreren Proben von Lärchenrost, die mir Herr Jaap von dort zusandte, befanden sich auch zwei Nadeln mit blasenförmigen Peridien, so dass der betreffende Pilz als identisch mit dem zu *Melampsoridium betulinum* gehörenden *Aecidium Laricis* oder als eine Parallelform dazu von anderer Biologie angesehen werden musste. Die spärlichen Sporen wurden am 26. Mai, also bevor auf meinen Versuchslärchen eine Spur der Infection sichtbar war, auf zwei bezeichnete Birkenblätter ausgesät und lieferten am 7. Juni auf beiden Blättern eine Anzahl Uredolager, so dass die Zugehörigkeit des bei Triglitz gesammelten Aecidiums zu *Melampsoridium betulinum* damit bewiesen ist.

1) VII. Ber., p. 17 (4).

XVI. Puccinien auf *Carex*, welche Aecidien auf *Ribes* bilden.

Die Versuche mit den *Puccinia*-Arten auf *Carex*, welche Aecidien auf *Ribes* bilden[1]), wurden in diesem Jahre zum Theil wiederholt und zum Theil durch Heranziehen der Roste neuer *Carex*-Arten erweitert.

1. ***Puccinia Pringsheimiana*** Kleb. auf *Carex stricta* L., im Sommer 1898 aus Aecidien auf *Ribes Grossularia* L. herangezogen.

Aussaat am 24. April auf	Erfolg
Ribes Grossularia	am 10. Mai } Spermogonien, später Aecidien.
" ***rubrum***	" 13. " } Spermogonien, später Aecidien.
" ***alpinum***	" 10. " } Spermogonien, später Aecidien.
" *nigrum*	— — —
" *aureum*	s. Bemerkungen.
" ***sanguineum***	am 10. Mai Spermogonien, später Aecidien.

Der Erfolg war auf *R. Grossularia* am reichlichsten, auf *R. rubrum* nur spärlich. Auf *R. sanguineum*, auf dem im vorigen Jahre nur braune Flecken erzielt wurden, gelang dieses Mal die Entwickelung bis zur Bildung von Aecidien. Dagegen blieb aus einem nicht aufgeklärten Grunde die Infection von *R. aureum* dieses Mal aus. Ob die Infection, die am 3. Juni auf einigen Blättern bemerkt wurde, noch auf die Aussaat vom 24. April zurückgeführt werden kann, ist zweifelhaft, da in Ermangelung einer grösseren Anzahl von Exemplaren von *R. aureum* auf bezeichneten Blättern der Pflanze später noch eine andere Aussaat gemacht werden musste. Auf die Infection von *Ribes nigrum* wurde besondere Sorgfalt verwandt. Nach den Versuchen dieses und des vorigen Sommers kann geschlossen werden, dass der vorliegende Pilz zu inficiren vermag *Ribes Grossularia* L., *rubrum* L., *alpinum* L., *sanguineum* Pursh, *aureum* Pursh, dagegen nicht überzugehen vermag auf *R. nigrum* L.

2. ***Puccinia Magnusii*** Kleb. auf *Carex acutiformis* Ehrh., im Sommer 1898 aus Aecidien auf *Ribes nigrum* L. herangezogen.

---

1) II. Ber., p. 84; III. Ber., p. 76; IV. Ber., p. 266; V. Ber., p. 325; VI. Ber., p. 11 (21); VII. Ber., p. 148 (34).

Aussaat am 28. April auf	Erfolg		
Ribes Grossularia	—	—	—
„ *rubrum*	—	—	—
„ ***alpinum***	am 10. Mai	Spermogonien, später Aecidien.	
„ ***nigrum***	„ 5. „		
„ ***aureum***	„ 10. „		
„ ***sanguineum***	„ 6. „		

Der Erfolg stimmt mit dem Verhalten des Pilzes im vorigen Jahre völlig überein.

3. ***Puccinia Ribis nigri-Acutae*** Kleb. auf *Carex acuta* L., aus Aecidien auf *Ribes nigrum* L. im Sommer 1898 erzogen.

Aussaat am 15. Mai auf	Erfolg		
Ribes Grossularia	am 31. Mai zweifelhafte Infection, keine Weiterentwickelung.		
„ *rubrum*	—	—	—
„ ***alpinum***	am 27. Mai	Spermogonien, später Aecidien.	
„ ***nigrum***	„ 3. Juni		
„ *aureum*	s. Bemerkungen.		
„ ***sanguineum***	am 27. Mai Spermogonien, später Aecidien.		

Der Aussaatversuch fand reichlich spät statt. In Bezug auf das Ergebniss ist zu bemerken, dass dasselbe von dem vorjährigen dadurch abweicht, dass dieses Mal auch *Ribes sanguineum* inficirt wurde. In Bezug auf *Ribes aureum* muss ich hier dieselbe Bemerkung machen, wie bei der 1. Versuchsreihe. Das Exemplar war für beide Versuchsreihen dasselbe, und es war nicht mit Sicherheit festzustellen, auf welcher der beiden Impfungen der Erfolg beruhte. Im vorigen Jahre hatten übrigens beide Pilze zweifellos *R. aureum* inficirt.

Die Nährpflanzen des Aecidiums sind nach den bisherigen Versuchen: *Ribes nigrum* L., *alpinum* L., *sanguineum* Pursh, *aureum* Pursh; dagegen werden *R. Grossularia* L. und *R. rubrum* L. entweder gar nicht oder nur sehr schwach inficirt.

Es gelang im September, den Pilz mittels der Uredosporen von *Carex acuta* auf *Carex stricta* L. zu übertragen, so dass auch diese Pflanze als ein Wirth des Pilzes angesehen werden kann.

4. ***Puccinia*** auf ***Carex Pseudocyperus*** L., von Herrn O. Jaap bei Triglitz in der Prignitz gesammelt.

Aussaat am 28. April auf		Erfolg
Ribes Grossularia	am 10. Mai	Spermogonien,
„ nigrum	„ 13. „	später Aecidien.
Urtica dioica	—	— —

Während die bisher untersuchten Rostpilze der *Ribes*- und *Carex*-Arten entweder *R. Grossularia* und nicht *R. nigrum* oder umgekehrt *R. nigrum* und nicht (oder fast nicht) *R. Grossularia* inficiren, ist hier zum ersten Male ein Material nachgewiesen, welches *R. Grossularia* und *R. nigrum* gleichzeitig und in ziemlich gleich hohem Grade inficirt. Im weiteren Verlaufe war allerdings die Entwickelung auf *R. nigrum* eine etwas kräftigere.

Dieses gleichzeitige Infectionsvermögen gegen die beiden *Ribes*-Arten könnte nun entweder eine charakteristische Eigenschaft der vorliegenden Pilzform oder die Folge einer Mischung derselben aus zwei verschiedenen Materialien sein. Um eine Entscheidung dieser Frage zu versuchen, wurden bei zwei weiteren Aussaaten nur Stückchen eines einzigen Teleutosporenlagers verwendet. Zugleich wurden andere *Ribes*-Arten besät, um die übrigen Aecidienwirthe kennen zu lernen.

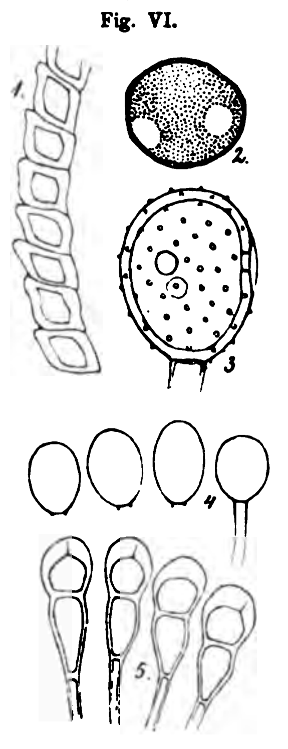
Aussaat am 19. Mai auf		Erfolg
Ribes Grossularia	—	— —
„ nigrum	—	— —
„ alpinum	am 31. Mai	Spermogonien,
„ aureum	„ 10. Juni	später
„ sanguineum	„ 27. Mai	Aecidien.

Hiernach sind also *Ribes alpinum* L., *R. aureum* Pursh und *R. sanguineum* Pursh drei weitere Wirthe, die der vorliegende Pilz befallen kann.

Die Frage, ob es sich um ein einheitliches oder um ein gemischtes Material handelte, ist indessen durch diese Versuche noch nicht entschieden worden; anscheinend waren die angewandten Stückchen der Teleutosporenlager nicht genügend keimkräftig. Da zu weiteren Versuchen die Jahreszeit zu spät war, musste ich ein anderes Verfahren einschlagen. Es wurde daher sowohl mittels der auf *Ribes nigrum*, wie mittels der auf *R. Grossularia* gewonnenen Aecidien je ein Exemplar von *Carex Pseudocyperus* inficirt und die inficirten Pflanzen getrennt weiter kultivirt, um

Teleutosporen für künftige entscheidende Versuche zu erhalten (Aussaat am 30. Mai, bez. 12. Juni; Erfolg am 19. Juni, bez. 1. Juli). Von Aussaaten auf andere *Carex*-Arten musste ich noch absehen. Da indessen die bisher untersuchten Formen auf bestimmte *Carex*-Arten beschränkt sind, und da ich seinerzeit vergeblich versucht habe, *Puccinia Magnusii*, die auf *Carex riparia* Curt. und *C. acutiformis* Ehrh. lebt, auf die im System diesen Arten nahestehende *C. Pseudocyperus* zu übertragen, so dürfte auch umgekehrt der vorliegende Pilz eine selbstständige Form sein. Ich bezeichne denselben einstweilen als *Puccinia Ribesii-Pseudocyperi*, indem ich bis auf Weiteres annehme, dass derselbe eine einheitliche und von *P. Magnusii* verschiedene Art darstellt. Die morphologischen Verhältnisse des Pilzes sind im Folgenden zusammengestellt:

Fig. VI.



Puccinia Ribesii-Pseudocyperi.
1. Radialer Längsschnitt durch die Peridienwand $^{384}/_{1}$.
2. Aecidiospore $^{384}/_{1}$.
3. Uredospore $^{384}/_{1}$.
4. Uredosporen $^{384}/_{1}$.
5. Teleutosporen $^{384}/_{1}$.

Aecidien auf der Unterseite der Blätter von *Ribes nigrum* L. und anderen Arten auf lebhaft orangegelben Flecken; Pseudoperidien becherförmig, Flächenansicht der Peridienzellen unregelmässig sechseckig, Durchschnitt (im Peridienlängsschnitt) rhomboïdisch, Höhe der Zellen (in der Höhenrichtung der Peridie) 14—18 μ, Dicke (der Peridienwand) 17—20 μ, längere Diagonale des Rhomboïds (a) 21—29 μ, kürzere Diagonale (b) 15—22 μ, Aussenwände der Zellen 3—4 μ dick, Querwände dünner, Breite der Wände in der Flächenansicht etwa 4 μ. An der Innenseite der Peridienwand ragt die obere spitze Kante jeder Zelle mehr oder weniger frei hervor. Sporen rundlich oval, etwas polygonal, 19—22 : 16—18 μ, mit dünner, farbloser, aussen sehr feinwarziger Membran (Warzenabstand etwa $^1/_2$ μ, Zellwanddicke etwa $^3/_4$ μ). Ueber den Keimporen ist ein kreisförmiger Fleck von Warzen frei. Auch scheinen nicht alle Theile der Membran gleichmässig warzig zu sein. (Die

Untersuchung ist ziemlich schwierig.) Spermogonien hauptsächlich auf der Oberseite der Blätter, meist mehr breit als hoch. (VI. 1, 2.)

Uredolager auf der Unterseite der Blätter von *Carex Pseudocyperus* L., auf beiderseits gelben Flecken kurze Längsreihen bildend, zuerst wachsartig gelb, dann die Epidermis blasig abhebend und dunkelbraun hervorbrechend, bis 1 mm lang. Sporen meist oval, selten rund, 22—37 : 20—23 μ, auf farblosen, bis 50 μ langen Stielen, von denen sie leicht abfallen; Membran etwa 2 μ dick, ziemlich dunkelbraun, mit drei, selten vier meist nicht genau äquatorialen Keimporen, aussen entfernt stachelig, Abstand der Stachelwarzen etwa 3 μ. (VI. 3, 4.)

Teleutosporenlager aus den Uredolagern hervorgehend, von gleicher Grösse und Anordnung wie diese, polsterförmig, braunschwarz. Sporen keulenförmig, an der Querwand wenig eingeschnürt, auf gelblichen, bis 25 μ langen Stielen, 40—56 μ lang; obere Zelle rundlich, 19—27 : 16—22 μ, oben meist abgerundet, selten abgestutzt oder ein wenig zugespitzt; untere Zelle nach unten in den Stiel verschmälert, oben nur wenig aufgeblasen, 21—27 μ lang, oben 13—19 μ dick; Membran braun, etwa 2 μ dick, oben in der oberen Zelle bis auf 7—9 μ verdickt. Keimporus der oberen Zelle leicht sichtbar. (VI. 5.)

In der Beschreibung dieser und der folgenden Pilzform kommen gewisse Verschiedenheiten gegen die drei vorher genannten Pilze zum Ausdruck[1]); indessen sind dieselben sehr gering und zu einer morphologischen Unterscheidung wohl kaum ausreichend. Auch lässt sich jetzt nicht entscheiden, ob dieselben constant sind.

5. ***Puccinia*** auf ***Carex paniculata*** L., von Herrn O. Jaap bei Triglitz in der Prignitz gesammelt.

Aussaat am 2. Mai auf	Erfolg
Urtica dioica	— — —
Ribes Grossularia	— — —
„ ***nigrum***	am 17. Mai Spermogonien, später Aecidien.

Aussaat am 26. Mai auf	Erfolg
Ribes nigrum	am 26. Mai Spermogonien, später Aecidien.
„ *alpinum*	— — —
„ *sanguineum*	am 3. Juni rothe Flecken.

1) Vergl. die früher gegebenen Beschreibungen, besonders die Zusammenstellung im VI. Bericht, p. 17—19 (27—29).

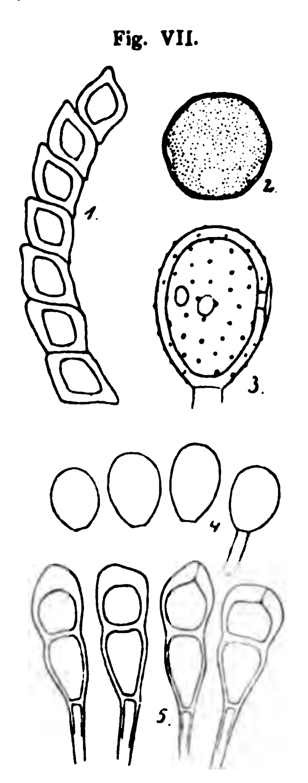
Rückinfection, Aussaat der Aecidiosporen von *Ribes nigrum* am 14. Juni

auf	Erfolg
Carex paniculata	Uredo am 1. Juli.

Anscheinend ist der vorliegende Pilz noch eine weitere biologische Art; ich will denselben nach den Wirthen einstweilen als *P. Ribis nigri-Paniculatae* bezeichnen. In morphologischer Beziehung ist derselbe, wie die folgende Beschreibung zeigt, von den übrigen Arten nur unerheblich verschieden.

Aecidien auf der Unterseite der Blätter von *Ribes nigrum* L. auf lebhaft orangegelben Flecken, von denen der voraufgehenden Form kaum wesentlich verschieden. Gemessen wurden folgende Dimensionen: Peridienzellen Höhe 15—20 μ, Dicke 16—20 μ; Diagonale *a* 25—32 μ, Diagonale *b* 18—21 μ, Aussenwände 3—4 μ dick, Querwände dünner; Breite der Wände in der Flächenansicht gegen 7 μ. Sporen rundlich oder oval, etwas polygonal, 17—21 : 14—17 μ, mit farbloser, dünner (etwa $^3/_4$ μ), aussen sehr feinwarziger Membran. (VII. 1, 2.)

Fig. VII.



Puccinia Ribis nigri-Paniculatae.
1. Radialer Längsschnitt durch die Peridienwand $^{354}/_1$.
2 Aecidiospore $^{321}/_1$.
3. Uredospore $^{324}/_1$.
4. Uredosporen $^{351}/_1$.
5. Teleutosporen $^{354}/_1$.

Uredolager auf der Unterseite der Blätter von *Carex paniculata* L. auf kleinen nur auf der Oberseite bemerkbaren Flecken, klein und schmal, dunkelbraun, kaum 1 mm lang. (Bei kräftigerer Entwickelung sind die Uredolager wahrscheinlich im ganzen auffälliger ausgebildet.) Sporen oval oder länglich oval, mitunter nach unten etwas zugespitzt, 23—30 : 17—20 μ, auf farblosen bis 30 μ langen Stielen, von denen sie leicht abfallen. Membran etwa 2 μ dick, braun, mit drei oder seltener vier mehr oder weniger äquatorial gestellten Keimporen, aussen entfernt stachelig, Abstand der Stachelwarzen etwa 3 μ. (VII. 3, 4.)

Teleutosporenlager einzeln oder in kurzen Längsreihen, schmal, 1—3 mm lang, mitunter der Länge nach zusammenfliessend, polsterförmig, braunschwarz. Sporen keulenförmig, an der Querwand etwas eingeschnürt, auf gelblichen bis 50 μ langen Stielen, 38—56 μ lang; obere Zelle rundlich, länglich oder unregelmässig, oben abgerundet, mitunter auch abgestutzt oder etwas zugespitzt, 18—29 : 18—22 μ; untere Zelle meist in den Stiel verschmälert, oben wenig aufgeblasen, 20—32 μ lang, oben 16—18 μ dick; Membran tiefbraun, etwa 2,5 μ dick, oben in der oberen Zelle auf 7—9 verdickt und hier mit auffälligem Keimporus versehen. (VII. 5.)

Die Gruppe der Rostpilze, welche wechselweise *Carex*- und *Ribes*-Arten bewohnen, ist durch ihre biologischen Verhältnisse, wie ich schon in meinem vorigen Berichte[1]) andeutete, besonders interessant. Durch die vorstehenden Versuche sind noch (mit Wahrscheinlichkeit) zwei neue Formen zu den bisher untersuchten hinzugekommen, so dass die Zahl der bekannten Formen gegenwärtig also fünf beträgt. Morphologisch sind diese Pilze wenig oder gar nicht von einander zu unterscheiden, und auch durch ihre Lebensweise stehen sie einander recht nahe. Die einzelnen Arten sind bei Weitem nicht so scharf von einander geschieden, wie z. B. die oben besprochenen Weidenmelampsoren, denn diese unterscheiden sich zum Theil sogar sehr leicht morphologisch von einander, aber die Verschiedenheit, die dadurch gering erscheint, dass als Teleutosporenwirthe nur Arten der Gattung *Carex*, als Aecidienwirthe nur Arten der Gattung *Ribes* in Betracht kommen, während z. B. die formae speciales der Getreideroste nach Eriksson[2]) sich sogar nach den Gattungen der Teleutosporenwirthe unterscheiden, wird hier dadurch verschärft, dass die Arten sich zum Theil sowohl nach den Aecidienwirthen, wie nach den Teleutosporenwirthen unterscheiden, also ein Verhalten zeigen, welches sich dem der *Puccinia coronata* Corda und *coronifera* Kleb. nähert. Welchen systematischen Rang man diesen Formen am besten zuschreibt, ist eine immer noch recht schwierig zu beantwortende Frage, um so mehr, als man nach dem Gegenwärtigen voraussehen kann, dass die Verhältnisse dieser Pilze sich bei weiterer Erforschung noch verwickelter gestalten werden, als sie jetzt schon sind. Immerhin dürfte es zweckmässig sein,

1) VII. Ber., p. 151 (37).

2) Eriksson, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., XII, 1894, p. 292 ff. etc.

sämmtliche Formen zunächst zu einer Obergruppe oder Species von höherem Range zu vereinigen, welche man als *Puccinia Ribesii-Caricis* bezeichnen könnte[1]). Innerhalb dieser wären die unterschiedenen Formen als Arten von niedrigerem Range anzusehen, aber anscheinend nicht als solche von gleichem Range. Denn wie ich bereits früher hervorgehoben habe, dürften *Puccinia Pringsheimiana* und *P. Ribis nigri-Acutae* einander näher stehen, als namentlich die erstgenannte Art der *P. Magnusii.* Uebrigens bedürfen alle diese Fragen noch einer weiteren Prüfung.

Sehr eigenthümlich ist das Verhalten dieser Pilze den *Ribes*-Arten gegenüber. Einmal ist die scharfe Scheidung bemerkenswerth, die das Verhalten zu *R. Grossularia* einerseits, zu *R. nigrum* andererseits bei mehreren Arten bedingt, während dagegen die Form auf *Carex Pseudocyperus*, falls sie nicht eine Mischung ist, beide Wirthe befällt. Noch auffälliger ist es sodann, dass die Pilze, welche sich durch ihr Verhalten gegen diese beiden Wirthe unterscheiden, einige andere *Ribes*-Arten in gleicher Weise zu inficiren vermögen, nämlich das in gewissen Gegenden Deutschlands einheimische *R. alpinum* und auch die beiden amerikanischen Arten *R. aureum* und *R. sanguineum.* Erklärungen dürften sich dafür einstweilen kaum geben lassen. Das Uebergehen eines einheimischen Pilzes auf eine ausländische Nährpflanze reiht sich dem Uebergehen eines eingewanderten Pilzes auf einheimische Nährpflanzen an, wie es z. B. bei *Puccinia Malvacearum* vorliegt. Genauer zu prüfen bleibt das Verhältniss dieser Pilze zu *Ribes rubrum.* Bei den bisherigen Versuchen wurde diese Pflanze in auffallend geringem Grade inficirt.

Eine tabellarische Uebersicht der bisher festgestellten Verhältnisse dürfte nicht unwillkommen sein.

Gruppe: *Puccinia Ribesii-Caricis.*

Biologische Arten	Nährpflanzen der Aecidiengeneration	Nährpflanzen der Uredo- und Teleutosporengeneration
P. Pringsheimiana Kleb.	***Ribes Grossularia*** L., *rubrum* L., *alpinum* L., *aureum* Pursh, *sanguineum* Pursh.	*Carex acuta* L., *stricta* L., *Goodenoughii* Gay.

1) Die in ihren Uredo und Teleutosporen sehr ähnliche *Pucc. Caricis* (Schum.) Rebent. würde dann zweckmässig *P. Urticae-Caricis* genannt werden können.

Biologische Arten	Nährpflanzen der Aecidien-generation	Nährpflanzen der Uredo- und Teleutosporen-generation
P. Ribis nigri-Acutae Kleb.	***Ribes nigrum*** L., *alpinum* L., *aureum* Pursh, *sanguineum* Pursh.	*Carex acuta* L., *stricta* L., etc.?
P. Magnusii Kleb.	***Ribes nigrum*** L., *alpinum* L., *aureum* Pursh, *sanguineum* Pursh.	*Carex riparia* Curt., *acutiformis* Ehrh.
P. Ribesii-Pseudocyperi ad int.	***Ribes Grossularia*** L., ***nigrum*** L., *alpinum* L., *aureum* Pursh, *sanguineum* Pursh.	*Carex Pseudocyperus* L., etc.?
P. Ribis nigri-Paniculatae ad int.	***Ribes nigrum*** L., etc.?	*Carex paniculata* L., etc.?

XVII. *Puccinia limosae* Magn.

Auf einer von der botanischen Gruppe des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg veranstalteten Excursion am 12. Juni wurde *Aecidium Lysimachiae* (Schlecht.) Wallr. gefunden, und zwar im Eppendorfer Moor auf *Lysimachia thyrsiflora* L. und im Borsteler Moor (Wurzelmoor) auf *Lysimachia vulgaris* L. Am letztgenannten Fundorte war der Pilz auf klein gebliebenen Exemplaren der Nährpflanze sehr verbreitet. In beiden Fällen wuchsen *Carex limosa* L., die nach Magnus[1]) die Nährpflanze der Teleutosporen ist, und *Carex canescens* L. in unmittelbarer Nähe.

Um den Zusammenhang nachzuprüfen, unternahm ich mit beiden Pilzen am 13. Juni Aussaatversuche, und zwar auf *Carex limosa* und auf *Carex canescens*. In beiden Fällen wurde *Carex limosa* inficirt; am 1. Juli waren Uredolager vorhanden.

Es dürfte nicht unzweckmässig sein, zum Zwecke der Vergleichung der Cariceenroste Beschreibung und Abbildung des Pilzes folgen zu lassen.

1) Magnus, Amtlicher Bericht der 50. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte in München 1877, p. 199.

Die Aecidien traten auf *Lysimachia thyrsiflora* auf den Stengeln auf, wo sie ausgedehnte Lager von $^1/_2$—3 cm Grösse bildeten, in denen die einzelnen Becher dicht gedrängt nebeneinander standen. Auf *L. vulgaris* fanden sie sich auf den Blättern auf kleinen Flecken von hellgelber Farbe, meist nach der Unterseite, einzeln auch nach der Oberseite hervorbrechend. Pseudoperidien becherförmig, Durchschnitt der Peridienzellen rhomboïdisch mit folgenden Dimensionen: Höhe 15—22 μ, Dicke 15—20 μ, Diagonale *a* 30—40 μ, Diagonale *b* 14—18 μ; spitze Ecken des Rhomboïds weit über die Nachbarzelle vorgezogen, Aussenwand mit feiner Stäbchenstructur, 5—6 μ dick, Innenwand mit gröberer Stäbchenstructur, etwa 4 μ dick, Querwände einzeln 2 μ dick. Sporen rundlich oder oval und dabei etwas polygonal, 14—20 : 12—15 μ, mit dünner (etwa 1 μ), farbloser, aussen sehr feinwarziger Membran. Ueber den Keimporen, anscheinend auch sonst stellenweise, fehlen die Warzen. Spermogonien scheinen nicht gebildet zu werden. (VIII. 1, 2.)

Fig. VIII.

Puccinia limosae.

1. Radialer Längsschnitt durch die Peridienwand $^{351}/_1$.
2. Aecidiospore $^{624}/_1$.
3. Uredospore $^{624}/_1$.
4. Uredosporen $^{354}/_1$.
5. Teleutosporen $^{351}/_1$.

Uredolager auf der Unterseite der Blätter und auf den Stengeln von *Carex limosa* L., sehr klein, 0,5 mm, braun, hervorbrechend, keine Flecken bildend. Sporen meist rundlich, zum Theil auch oval, vereinzelt von unregelmässiger Gestalt, auf ca. 30 μ langen Stielen, 20—26 : 18—21 μ. Membran braun, 2—2,5 μ dick, mit 3—4 äquatorialen Keimporen, aussen entfernt stachelig, Abstand der Stachelwarzen 2—3 μ. (VIII. 3, 4.)

Teleutosporenlager aus den Uredolagern hervorgehend, von gleicher Grösse und Anordnung wie diese, polsterförmig, braunschwarz. Teleutosporen keulenförmig, an der Querwand etwas eingeschnürt, 35—45 μ lang, am oberen Ende meist abgerundet, selten etwas zugespitzt; obere Zelle rund oder verlängert, 19—29 μ lang, 17—21 μ dick, untere Zelle wenig aufgeblasen, 16—22 : 12—16 μ, meist in den bis 28 μ langen Stiel verschmälert; Membran fast

2 μ dick, braun, am oberen Ende sehr stark verdickt, bis auf 12—16 μ, und mit meist deutlichem Keimkanal versehen. (VIII. 5.)

XVIII. *Puccinia*-Arten auf *Phalaris arundinacea.*

Von *Puccinia*-Arten auf *Phalaris arundinacea* L. vom Typus der *P. sessilis* Schneider lagen mir in diesem Sommer eine Reihe von Materialien vor, mit denen die im Folgenden besprochenen Versuche ausgeführt wurden.

1. ***Puccinia Smilacearum-Digraphidis*** Kleb. von dem Material, welches ich seit 1892 unter ausschliesslicher Benutzung von *Polygonatum multiflorum* All. als Aecidienwirth weiterzüchte [1]). Da das Material spärlich war, wurde von vergleichenden Versuchen dieses Mal abgesehen. Die Infection von *Polygonatum* war trotz des spärlichen Materials reichlich und die Rückübertragung auf *Phalaris* gelang gut.

2. ***Puccinia Phalaridis*** Plowr. Für die vorjährigen Versuche hatte ich von dem mittlerweile der mykologischen Wissenschaft durch den Tod leider zu früh entrissenen Herrn H. T. Soppitt in Halifax (England) ein Material auf *Phalaris arundinacea* erhalten, welches auf *Allium ursinum* L. und auf *Arum maculatum* L. gleichzeitig und gleich stark Aecidien hervorbrachte [2]). Um meine Ansicht, dass es sich auch in diesem Falle um eine Mischung zweier Pilze gehandelt habe, experimentell zu beweisen, suchte ich 1898 mittels der Sporen von beiden Aecidien die Teleutosporen rein zu züchten. Es gelang nur, mittels des auf *Arum* lebenden Aecidiums reife Teleutosporen zu erhalten, und diese dienten nach der Ueberwinterung zu dem folgenden Versuche:

Aussaat am 20. April auf	Erfolg
Arum maculatum	am 5. Mai Spermogonien, später Aecidien.
Allium ursinum	— — —

Das Ergebniss spricht mit Entschiedenheit in dem Sinne der bereits von Plowright [3]) festgestellten Verschiedenheit der *Puccinia*

1) I. Ber., p. 342 (26). Vergl. besonders V. Ber., p. 257; VI. Ber., p. 24 (34); VII. Ber., p. 154 (40).

2) VII. Ber., p. 153 (39).

2) Journ. Linn. Soc. London. Bot. Vol. XXIV, 1888, p. 88—90. — British Ured. and. Ustilag., p. 166.

Phalaridis Plowr. = *Ari-Phalaridis* und der *P. sessilis* Schneid. = *Winteriana* P. Magnus = *Allii-Phalaridis*.

3. ***Puccinia*** auf ***Phalaris arundinacea*** von Wittenbergen bei Blankenese (im Wesentlichen *P. Orchidearum-Phalaridis* Kleb.).

Aussaat am 28. April auf	Erfolg
Polygonatum multiflorum All.	am 5. Mai braune Flecken.
Listera ovata R. Br.	am 13. Mai Spermogonien, später Aecidien.
Paris quadrifolia L.	— — —

Aussaat am 30. Mai auf	Erfolg	
Orchis latifolia L.	am 10. Juni	Spermogonien, später Aecidien.
Listera ovata R. Br.	„ 19. „	

Der Erfolg dieses Versuchs weicht insofern von dem vor zwei Jahren[1]) mit Material vom gleichen Fundorte gewonnenen ab, als damals auf *Paris* Aecidien und auf *Polygonatum* ausser braunen Flecken auch Aecidien gewonnen wurden. Vielleicht fehlte dem Material in diesem Jahre die Beimengung der *P. Smilacearum-Digraphidis*. Weitere Versuche wurden über diese Frage nicht angestellt.

4. ***Puccinia*** auf ***Phalaris arundinacea*** von Triglitz in der Prignitz, von Herrn O. Jaap gesammelt.

Aussaat am 13. Mai auf	Erfolg	
Majanthemum bifolium Schmidt	am 27. Mai	Spermogonien, später Aecidien.
Convallaria majalis L.	„ 23. „	
Polygonatum multiflorum All.	„ 20. „	
Paris quadrifolia L.	„ 3. Juni	
Listera ovata R. Brown.	—	— —

Aussaat am 23. Mai auf	Erfolg	
Convallaria majalis L.	am 1. Juni	Spermogonien, später Aecidien.
Majanthemum bifolium Schmidt	„ 7. „	
Polygonatum verticillatum All.	„ 3. „	
Uvularia perfoliata L.[2])	—	— —

1) VI. Ber., p. 21 (31).

2) In meinem vorigen Bericht [VII, p. 154 (40)] ist der Druckfehler *pustulata* statt *perfoliata* übersehen worden.

Der Erfolg auf *Polygonatum* und *Convallaria* war reichlich, der auf *Majanthemum* weniger reichlich, der auf *Paris* spärlich. Am Standorte des Pilzes kommen nach Herrn Jaap's Angaben die Aecidien auf *Polygonatum multiflorum* reichlich, auf *Majanthemum* selten vor; *Convallaria* ist in der Nähe nicht vorhanden; *Paris* und *Arum* fehlen überhaupt. Trotzdem war das Material im Stande, wie der Versuch zeigt, *Paris* und *Convallaria* zu inficiren.

Der vorliegende Pilz ist hiernach als zu der von mir als *Puccinia Smilacearum-Digraphidis*[1]) bezeichneten Art gehörig zu betrachten. *Polygonatum verticillatum* ist als Wirth dieser Art neu festgestellt.

Mittels der auf *Convallaria majalis* erhaltenen Aecidien wurde *Phalaris arundinacea* inficirt. Es soll versucht werden, diesen Pilz jetzt auch unter ausschliesslicher Verwendung von *Convallaria* als Aecidiumwirth weiter zu züchten, in ähnlicher Weise, wie ich das unter Nr. 1 besprochene Material seit 1892 ausschliesslich auf *Polygonatum* und *Phalaris* kultivire; es wird von Interesse sein, zu sehen, ob durch die Beschränkung auf *Convallaria* eine schnellere oder stärkere Specialisirung des Pilzes zu erzielen ist, als dies durch die Beschränkung auf *Polygonatum* bisher der Fall war. Als bestimmend wirkte dabei der Umstand mit, dass eine ausschliesslich *Convallaria* inficirende *Puccinia* auf *Phalaris* bereits bekannt ist, nämlich Soppitt's *P. Digraphidis* [= *P. Convallariae-Digraphidis* (Sopp.) Kleb.][2]) von Bowness, Lake Windermere, England (vergl. auch das unter No. 5 besprochene Material).

5. ***Puccinia*** auf ***Phalaris arundinacea***, von Herrn O. Jaap bei Meckelfeld bei Harburg gesammelt.

Aussaat am 22. Mai auf	Erfolg
Convallaria majalis L.	am 3. Juni Spermogonien, später Aecidien.
Polygonatum multiflorum All.	„ 1. „ braune Flecken.
Majanthemum bifolium Schm.	— — —
Platanthera bifolia Reichenb.	am 3. Juni Spermogonien, später Aecidien.

1) V. Ber., p. 261.
2) V. Ber., p. 260—261.

Aussaat am 10 Juni auf	Erfolg
Convallaria majalis L.	— — —
Platanthera chlorantha Cust.	am 19. Juni Spermogonien, später Aecidien.

Dem Misserfolge auf *Convallaria* bei der zweiten Aussaat ist keine grosse Bedeutung beizulegen, da die Jahreszeit schon vorgerückt war und die Pflanzen anscheinend über das empfängliche Stadium hinaus waren. Nach dem Ausfalle des Versuchs scheint es sich in diesem Falle um eine Mischung von *Puccinia Convallariae-Digraphidis* und *P. Orchidearum-Phalaridis* gehandelt zu haben. Wenn möglich, sollen künftig mit Material von demselben Standorte weitere Versuche gemacht werden.

Es dürfte nicht unzweckmässig sein, zum Schluss eine Uebersicht der bisher untersuchten Arten aufzustellen.

Puccinia-Arten auf *Phalaris arundinacea* L. vom Typus der *Pucc. sessilis* Schneider[1]).

Nährpflanzen der Aecidiengeneration	Namen	Bemerkungen
Arum maculatum L.	*P. Phalaridis* Plowr. (*Ari-Phalaridis*).	Selbstständige Arten nach Plowright, Dietel und eigenen Versuchen.
Allium ursinum L.	*P. sessilis* Schneider = *P. Winteriana* Magnus (*Allii-Phalaridis*).	
Majanthemum bifolium Schmidt, *Polygonatum multiflorum* All., *verticillatum* All., *Convallaria majalis* L., *Paris quadrifolia* L. gleichzeitig.	*P. Smilacearum-Digraphidis* (Sopp.) Kleb. = *P. sessilis* Schneider in Magnus.	Selbstständige Art.

1) Plowright, Journ. Linn. Soc. London Bot Vol. XXIV, 1888, p. 88—90; Brit. Ured. and. Ustilag., p. 166; Gard. Chron. 1890, Mai 24, p. 643; 1892, Juli 30, p. 137; Journ. Linn. Soc. XXX, 1893, p. 43. — Winter, Sitzungsber. naturf. Gesellsch., Leipzig 1874, p. 41. — Dietel, Hedwigia 1890, p. 151. — Soppitt, Journ. of Botany XXVIII, 1880, p. 213—216; Zeitschr. f. Pflkr., VII, 1897, p. 8. — Magnus, Hedwigia XXXIII, 1894. p. 77 ff., 362 ff. — Wagner, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., XIV, 1896, p. 212. — Klebahn, I.—VII. Ber.

Nährpflanzen der Aecidiengeneration	Namen	Bemerkungen
Convallaria majalis L. allein.	*P. Convallariae-Digraphidis* (Sopp.) Kleb. = *P. Digraphidis* Soppitt	Nach Versuchen von Soppitt und mir von der vorigen Art scharf geschieden; aber vielleicht aus derselben entstanden, und daher vielleicht als Subspecies anzusehen.
Paris quadrifolia L. allein.	*P. Paridi-Digraphidis* (Plowr.) Kleb. = *P. Paridis* Plowr.	Nach Plowright von *P. Convallariae-Digraphidis* scharf geschieden. Vielleicht gleichfalls aus *P. Smilacearum-Digraphidis* hervorgegangen und Subspecies derselben.
Leucoium aestivum L.	*P. Schmidtiana* Dietel.	Wahrscheinlich selbstständige Art, aber noch nicht geprüft.
Orchis maculata L., *latifolia* L., *Platanthera bifolia* Reichenb., *chlorantha* Custer, *Listera ovata* R. Brown gleichzeitig.	*P. Orchidearum-Phalaridis* Kleb.	Nach meinen Versuchen im VII. Bericht eine selbstständige Art, die indessen im Freien bisher nur mit *P. Smilacearum-Digraphidis* oder *P. Convallariae-Digraphidis* gemischt gefunden wurde. Weitere Prüfung erwünscht.

XIX. *Puccinia nemoralis* Juel.

Der Zusammenhang der *Puccinia Moliniae* Tul. mit einem Aecidium auf Orchidaceen, der bekanntlich von Rostrup[1]) angegeben worden ist, bedarf jetzt, nachdem der Zusammenhang eines Orchidaceen-Aecidiums mit einer *Puccinia* auf *Phalaris* zweifellos nachgewiesen ist, der Bestätigung. Meine eigenen Versuche in dieser Richtung sind bisher ohne den erwünschten Erfolg geblieben[2]). Dagegen bin ich jetzt in der Lage, die Beziehung, die nach

1) Rostrup, Bot. Tidskrift udg. of den bot. Foren. in Kjöbenhavn, 2. R., IV. Bd., p. 10—13 u. 237—239.

2) II. Ber., p. 138; VII. Ber., p. 156.

Juel[1]) zwischen dem Aecidium auf *Melampyrum pratense* L. und einer *Puccinia* auf *Molinia coerulea* Moench, die von Rostrup's *Puccinia* morphologisch wohl nicht unterscheidbar sein dürfte, vorhanden ist, durch eigene Versuche bestätigen zu können.

Den Nachweis des Standortes des Pilzes im Niendorfer Gehölz bei Hamburg verdanke ich Herrn Th. Petersen in Hamburg, der Aecidien und Teleutosporen daselbst aufgefunden hatte und mir auch in diesem Sommer Aecidien von der Stelle brachte, wo wir im Herbst gemeinsam die Teleutosporen eingesammelt hatten. Folgende Versuche wurden angestellt:

Aussaat der Sporidien am 26. Mai

auf	Erfolg
Melampyrum pratense L.	am 7. Juli sehr reichliche Spermogonien.
Listera ovata R. Br.	— — —
Platanthera bifolia Reichenb.	— — —

Die Versuchspflanzen von *Melampyrum*, die im Walde mit dem Ballen ausgehoben waren, wuchsen nicht besonders gut. Trotzdem wurden sie gut inficirt; sie waren von Spermogonien ganz bedeckt. Allerdings gingen sie infolge dieser starken Infection dann nach und nach ein, so dass nur an ein paar Stellen die Aecidien zur Reife kamen. Controlexemplare blieben pilzfrei. Von Rückinfectionen auf *Molinia* wurde abgesehen.

XX. *Puccinia Cari-Bistortae* Kleb.

Von *Puccinia Cari-Bistortae*[2]) lag mir ausser dem Material von Wittenbergen, mit dem ich die Aussaat auf *Carum Carvi* L. wiederholte, um eine grössere Menge von Aecidien zu erhalten, eine Probe von Meckelfeld bei Harburg vor, die ich Herrn Jaap verdanke. Die Aussaat mit dem nur spärlichen Material ergab einige spärliche Aecidien, immerhin ausreichend, um die Zugehörigkeit des Pilzes zu *P. Cari-Bistortae* zu erweisen.

XXI. *Puccinia Polygoni* (Pers.) Schroet.

Mit einer auf *Polygonum amphibium* L. bei Steinbek gesammelten *Puccinia* wurden auf einer Reihe von Aecidienwirthen,

---

1) Juel, Översigt af k. Vetensk. Akad. Förh. Stockholm 1894, No. 9, p. 503—508.

2) V. Ber., p. 329; VI. Ber., p. 27 (36); VII. Ber., p. 157 (43).

besonders Dolden und Sumpfpflanzen, erfolglose Aussaaten gemacht. Das Material keimte sehr gut. Da sich unter den Versuchspflanzen auch *Polygonum amphibium* befand, so kann mit Wahrscheinlichkeit gefolgert werden, dass auch diese *Puccinia* heteröcisch ist[1]). Die Versuchspflanzen waren: *Aethusa Cynapium* L., *Anthriscus silvestris* Hoffm., *Berula angustifolia* Koch, *Carum Carvi* L., *Conium maculatum* L., *Oenanthe aquatica* Lam., *Oenanthe fistulosa* L., *Pastinaca sativa* L., *Pimpinella Saxifraga* L., *Sium latifolium* L., *Thysselinum palustre* Hoffm., — *Thalictrum flavum* L., *Nasturtium officinale* R. Br., *Taraxacum officinale* Web., — *Polygonum amphibium* L.

XXII. *Puccinia Pimpinellae* (Strauss) Mart.

Mit einem bei Steinbek in der Nähe des Standorts der *Puccinia Polygoni* gefundenen Aecidium auf *Pimpinella Saxifraga* L. wurden am 8. Juni Aussaaten gemacht auf *Pimpinella Saxifraga* und auf *Polygonum amphibium*. Es wurden am 19. Juni auf ***Pimpinella*** Uredosporen erhalten, *Polygonum* blieb pilzfrei. Das vorliegende Aecidium gehört also einer *Autoeupuccinia* an. Es wurde dann noch versucht, den Pilz mittels der Uredosporen auf *Anthriscus silvestris* und *Conium maculatum* zu übertragen. Diese Aussaaten waren ohne Erfolg. Es ist möglich, dass die Pilze auf den zahlreichen Wirthen, die für *Puccinia Pimpinellae* angegeben werden, mehreren biologisch verschiedenen Formen angehören.

1) Vergl. VII. Ber., p. 159 (45).

Die Transpiration in den Tropen und in Mittel-Europa.

Von

E. Giltay.

III.

Mit Tafel VII.

Haberlandt hat in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik auf meinen zweiten Aufsatz über die Transpiration in den Tropen und in Mittel-Europa eine Erwiderung geschrieben, die fast ganz polemischer Natur ist. In Bezug auf diese polemische Seite findet man hier keine Antwort[1]). Es sind aber ein paar Behauptungen darin, die einer näheren Prüfung fähig sind. Diese habe ich ausgeführt und die Resultate findet man in den folgenden Zeilen.

Haberlandt hatte seine geringen Transpirationszahlen dadurch zu erklären gesucht, dass er auf die grossen relativen Feuchtigkeitszahlen der Tropen hinwies. Ich dahingegen behauptete in erster Linie, dass der Unterschied zwischen den relativen Feuchtigkeitszahlen hier und in den Tropen nicht so gross sei, als man ihn nach den Worten Haberlandt's schätzen würde. Dann aber wies ich darauf hin, dass man mit relativen Feuchtigkeitszahlen allein in Transpirationsfragen nur sehr wenig thun kann. Denn die Verdampfung ist nicht nur davon abhängig, wie viel Procent Wasserdampf in der Luft anwesend ist, sondern sie wird auch in hohem Grade beherrscht von dem Wasserquantum, welches die Luft noch aufnehmen könnte, und dieses Quantum hängt nicht nur von der relativen Feuchtigkeit ab, sondern auch von der Temperatur. Man hat mithin für Transpirationsfragen mit dem meteorologischen Factor, der Sättigungsdeficit genannt wird, zu schaffen[2]).

---

1) Diese erscheint in dem botanischen Centralblatt.

2) Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXX, p. 482 u. f.

Ich hatte also die Deficitzahlen für Mittel-Europa und für die Tropen zu vergleichen. Ich habe aber in meiner zweiten Abhandlung bei diesem Vergleich die Zeit, in der die Transpiration im Grossen und Ganzen viel geringer ist, ausgeschaltet, nämlich für Europa die Winterzeit, für Java die Periode des warmen Monsuns, und für beide Orte die Nachtzeit.

Hiergegen ist es, dass Haberlandt Einsprache erhebt.

Er meint, für die Tropen wäre es schon zulässig, die Nachtzeit auszuschalten, „wo die Transpiration in der Nacht, der enormen Luftfeuchtigkeit halber, ganz oder fast ganz sistirt ist", in Mittel-Europa jedoch dürfe die nächtliche Transpiration keineswegs vernachlässigt werden.

Um dies näher zu erhärten, giebt er dann die Resultate eines Versuchs seines Vaters mit Weizen und mit Gerste.

Ueber diesen Gegenstand habe ich neue Untersuchungen angestellt, und zwar sowohl über die Berechtigung des Ausschaltens der Nachtzeit, als über die Transpirationsversuche von Haberlandt's Vater.

In Bezug auf meine Deficitzahlen zeige ich zunächst, dass Haberlandt ganz fehl geht, wenn er meint, dass sie unbrauchbar sind.

Dass ich die Nachtzeit ausgeschaltet habe, geschah zunächst nur, weil jedenfalls bei meiner Versuchspflanze in dieser Zeit sowohl in Wageningen als in Buitenzorg die Verdampfung gering war. Die Möglichkeit, dass es Pflanzen gebe, die in der Nacht mehr Wasser transpiriren als uns bis dahin bekannt ist, habe ich keineswegs übersehen [1]).

Man wird aber aus Folgendem ersehen, dass auch, wenn die Nachtzeit mit in Betracht gezogen wird, ich vollständig Recht behalte.

Ich habe also auch für die Nachtzeit in Paris und in Batavia die Deficitzahlen berechnet, und zwar für dieselben Monate wie früher. Dazu wurden wieder die stündlichen Beobachtungen der beiden Stationen verwerthet, in der von mir in meiner ersten Abhandlung beschriebenen Weise. Für Paris konnte dies nicht mit derselben Genauigkeit geschehen wie für Batavia, weil in Paris um 2 und 3 Uhr keine meteorologischen Beobachtungen gemacht werden. Meine Deficitzahl für Paris wird also etwas zu gross sein.

1) l. c., p. 485.

Die mittleren Deficitzahlen, welche nun auf diese Weise erhalten wurden, sind:

für Paris in den Jahren 1883—1892: 1,9,

für Batavia in den Jahren 1886—1895: 2,07,

also für Batavia wieder grösser als für Paris; und weil meine Zahl für Paris, wie soeben angegeben, etwas zu gross ist, wird Batavia sich noch etwas mehr über Paris erheben, als aus meinen Zahlen hervorgeht Dies bedeutet also, dass in der Nacht durch den Zustand der Atmosphäre zu Batavia noch etwas mehr verdampft werden könnte, als zu Paris; denn zu Batavia fehlt mehr an der Sättigung der Luft mit Wasser, und dies ungeachtet der enormen Luftfeuchtigkeit in den Tropen, von der Haberlandt spricht. Der Fehler Haberlandt's ist deutlich genug. Er übersieht einfach wieder, dass in den Tropen auch die Temperatur „enorm hoch" bleibt, und dass hieraus, ungeachtet der grösseren relativen Feuchtigkeit, wieder die Möglichkeit einer stärkeren Verdunstung resultirt.

Zum praktischen Beweise, dass auch Nachts in Mittel-Europa ausgiebige Transpiration möglich ist, citirt Haberlandt Versuche seines Vaters, nach denen Weizenpflanzen in einer Tagesstunde per qdcm verdampft haben sollen: 1,35 g, in einer Morgen- resp. Abendstunde 0,82 g, in einer Nachtstunde 0,58 g. Für Gerstenpflanzen seien diese Zahlen 1,14 g, 0,69 g und 0,65 g.

Zunächst muss ich in Bezug auf diesen Punkt mein Bedauern aussprechen, dass Haberlandt's Sohn durch eine Seitenzahl nicht genauer angegeben hat, wo sich diese Zahlen befinden. Ich habe sie nämlich in der erwähnten Abhandlung vergeblich gesucht.

Es wurden von Haberlandt's Vater zwei Versuche mit Cerealien gemacht. Auf p. 81 und 82 der Abhandlung findet man die Resultate der Verdampfung zu verschiedener Tageszeit in den (auf der nächsten Seite) folgenden Tabellen.

Die Transpiration in einer Nachtstunde war also per 100 qcm für den Weizen im ersten Versuch höchstens 0,1 g, im zweiten höchstens 0,09 g; für die Gerste sind diese Zahlen 0,11 g und 0,08 g. Wenn ich auch die Zahlen für den Roggen hinzufüge, weil ich mit dieser Cerealie Versuche angestellt habe, so bekommen wir für den ersten Versuch 0,08 g, für den zweiten 0,05 g.

Haberlandt hat also, so weit ich sehen kann, seine Zahlen 5—6 Mal zu hoch angegeben!

Erster Versuch:

Getreideart	Grösse der Verdunstung[1]) in Grammen während 20 Std. an 3 Tag. von 8 Uhr Vorm. bis 8 Uhr Nachm.			Grösse der Verdunstung[1]) in 20 Morgen- und Abendstunden in Grammen			Grösse der Verdunstung[1]) in 16 Nachtstunden.		
	a[2])	b	c	a	b	c	a	b	c
Weizen	7,83	3,41	2,92	7,16	3,24	2,52	1,68	1,00	0,94
Roggen	3,12	3,22	2,91	5,00	3,12	2,11	1,06	1,25	1,08
Gerste	9,11	5,35	4,11	6,57	4,00	3.38	1,61	0,92	1,46
Hafer	4,65	3,12	2,97	3,43	2,42	2,55	0,85	1,02	0,96

Zweiter Versuch:

Getreideart	Grösse der Verdunstung in Grammen für 100 qcm								
	Während 32 St an 4 Tag. v. 8 od. 10 U. Vrm. bis 4 od. 6 U. Nchm.			Während 32 Morgen- und Abendstunden			Während 32 Nachtstunden		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
Weizen	5,19	4,32	4,78	3,37	2,63	2.63	2,89	1,87	2,56
Roggen	5,59	3,59	2,52	3,56	2,55	2,22	1,77	1.26	1,30
Gerste	5,45	3.65	3,36	2,99	2,19	1.94	2,52	2,09	1,94
Hafer	5,19	4,21	3,51	3,22	2,41	2,10	1,89	1,23	1,18

Mit den Tagestranspirationszahlen macht Haberlandt es kaum besser. Sein Vater hatte im ersten Versuch gefunden: für den Weizen 0,15—0,39, im zweiten 0,15—0,16 g; für die Gerste im ersten Versuch 0,205—0,46 g; im zweiten 0,105—0,17 g. Für den Roggen werden diese Zahlen im ersten Versuch 0,15—0,16, im zweiten 0,08—0,18 gr.

Meine Zahlen wird man für die Verdampfung in der Nacht mit den Zahlen von Haberlandt's Vater wenigstens noch einigermassen in Uebereinstimmung finden, für die Tagesverdampfung jedoch sind meine Zahlen viel grösser.

Die Erklärung dieser mangelnden Uebereinstimmung ist aber sehr einfach.

Haberlandt nämlich hat für seine Transpirationsversuche Pflanzen verwendet, die aus der Erde gehoben waren, deren Wurzeln

1) per 100 qcm Oberfläche.

2) a, b und c beziehen sich auf das Alter der Pflanze.

von anhaftender Erde gereinigt wurden, und die er in diesem Zustande in mit Wasser gefüllte Cylinder versenkte.

Wer kann nun verbürgen, dass solche Pflanzen, besonders unter Umständen, unter denen die Transpiration einigermassen bedeutend werden könnte, noch normal verdampfen? Haberlandt senior selbst weist darauf hin (p. 80), dass beim Ausheben der Pflanzen gerade die Mehrzahl der die Wasseraufnahme bewirkenden feinen Wurzelenden abgerissen worden waren, und hierdurch selbst eine Verminderung der Wasserzufuhr herbeigeführt werden konnte. Er bestätigt diese Vermuthung noch dadurch, dass er vergleichsweise Pflanzen aus dem Boden hebt und mit den Wurzeln in Wasser stellt; es zeigte sich der Wassergehalt derselben nach einigen Tagen um einige Procent geringer als bei jenen Pflanzen, welche im Boden belassen worden waren. Er sagt denn auch, dass die Maxima keineswegs als zu hohe angenommen werden können. Dass sie aber viel zu tief sein könnten, scheint ihm nicht in den Sinn gekommen zu sein.

Diese Frage nun habe ich in dem letzten Sommer näher untersucht. Ich hatte gerade in Töpfen gewachsene, noch nicht blühende Roggenpflanzen, die zu den Versuchen verwendet wurden.

Die Versuche wurden fast ganz so angestellt, wie früher beschrieben worden ist[1]).

Immer befanden sich auf dem kleinen Wagen, der unter das vor Regen beschirmende Glasdach gerollt werden kann, zwei Pflanzen, eine eingewurzelt, der Topf von einem zinkenen anderen Topf umschlossen, und nur die oberirdischen Theile aus dem Deckel herausragend; die andere Pflanze wurde nach Abspülen des Wurzelsystems mit letzterem in ein Cylinderglas mit Wasser gestellt, das an der Mündung durch einen dicken Wattenpfropf verschlossen wurde, während der Glascylinder in einen ganz ähnlichen zinkenen Topf gestellt wurde, wie er auch bei der anderen Pflanze zur Verwendung kam. Die beiden zinkenen Töpfe wurden, wie früher beschrieben ist, gegen Insolation geschützt.

Der Wasserverlust wurde wie früher durch Wägen bestimmt, und zwar jeden Tag gewöhnlich einmal, und der Verlust nöthigenfalls wieder angefüllt.

Von Zeit zu Zeit wurde die Oberfläche der Pflanze in bekannter Weise gefunden: für die Blattspreiten durch Nachzeichnen

1) Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXX, p. 627.

und Wägen, für die Scheiden und übrigen Halmtheile durch Messung. In der Tabelle sind die Verdampfungszahlen auch auf die Oberflächeneinheit und zwar wieder von 100 qcm bezogen. Es geschah dies aber nur, um einen Vergleich mit den Zahlen von Haberlandt senior in bequemer Weise zu ermöglichen. Uebrigens wolle man bedenken, dass bei dem Roggen wie bei den meisten anderen Gramineen die Stengel- und Scheidenoberfläche ein ansehnlicher Theil der ganzen Oberfläche ist und dass nicht bekannt ist, in wie weit diese beiden Theile und die Blattspreite in übereinstimmender Weise transpiriren.

In die Tabelle wurden noch die wichtigsten meteorologischen Daten, die für Transpiration von Bedeutung sind, eingetragen, und zwar die Temperatur, die relative Feuchtigkeit, Zeit des Sonnenscheins und gefallene Wassermenge.

Temperatur und relative Feuchtigkeit wurden erhalten durch Richard'sche selbstregistrirende Instrumente, die in sehr geeigneter Weise unter vor Insolation beschirmender Bedeckung auf-

In der Erde wurzelnde Pflanze:							Lufttemperatur um 8 Uhr Morgens und um 2 und 8 Uhr Nachmittags	Relative Feuchtigkeit um 8 Uhr Morgens und um 2 und um 8 Uhr Nachmittags	Stunden Sonne zwischen $6^1/_4$ Uhr Morgens und $5^3/_4$ Uhr Abends[1])
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- u. Unterfläche d. Blattspreiten u. Aussenfläche d. Scheiden u. Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Erde im Topf °C.			
23. Mai	5.5 PM		[2])	4858,0			8 PM: 12	8 PM: 80	$2^1/_4$
		0,23							
24. Mai	7.40 AM	1,10		4854 6		11	8 AM: 14	8 AM: 60	
	4,55 PM					19	2 PM: 15	2 PM: 50	
							8 PM: 12	8 PM: 90	$3^1/_4$

1) Früher als $6^1/_4$ Uhr Morgens und später als $5^3/_4$ Uhr Abends ermöglichte die Aufstellung der Töpfe keine Insolation.

2) Von den ersten beiden Pflanzen wurde die Oberfläche nicht bestimmt. Hier bleibt also diese Colonne unausgefüllt.

gestellt waren, und die öfters mit dem Assmann'schen Psychrometer controlirt wurden.

Der Sonnenschein wurde mit einem Jordan'schen Sunshine-recorder aufgenommen, der auf demselben Wagen, welcher die Töpfe trug, aufgestellt war. Hierdurch wurden die in der Tabelle angegebenen Sonnenscheinstunden gefunden.

Die Regenmenge, welche für die verschiedenen Tage angegeben wurde, ist gefallen zwischen 8 Uhr Morgens jenes Tages und 8 Uhr des folgenden Tages.

Die in Wasser gestellten Pflanzen fingen immer bei sehr trockenem, warmen und sonnigen Wetter nach einigen Tagen zu vergilben an, die ältesten Blätter zuerst. Ob die Versuche etwas länger oder kürzer mit denselben Pflanzen fortgesetzt wurden, war auch davon abhängig, ob die in Wasser gestellten Pflanzen noch frisch genug aussahen. Die in der Erde verbliebenen Pflanzen sind immer bis zum letzten Tage ganz frisch geblieben.

Im Wasser stehende Pflanze:						Temperatur der Luft zwischen Topfwandung und Glasgefäss	Regen
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- und Unterfläche der Blattspreiten und Aussenfläche der Scheiden und Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	°C.	mm
23. Mai	4,50 PM	0,29	[1])	2209,8			0
24. Mai	7,45 AM			2205,0		15	
				2216,3[2])			
	0,50 PM	1,27		2208,6			8,5
				2219,0			
	5 PM			2215,0			
				2214,7		18	

1) Siehe Anm. 1 auf p. 410.

2) Wenn unmittelbar unter einer Gewichtszahl eine andere gestellt ist, ohne dass eine besondere Stunde angegeben wird, so bedeutet dies, dass unmittelbar nach der einen Wägung durch Beifüllen mit Wasser das Gewicht auf die zweite Zahl gebracht wurde. Wenn das Nachfüllen und das Wägen längere Zeit beanspruchte, wurde auch hier die Zeit angegeben.

Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- u. Unterfläche d. Blattspreiten u. Aussenfläche d. Scheiden u. Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	°Temperatur der Erde im Topf °C.	Lufttemperatur um 8 Uhr Morgens und um 2 und 8 Uhr Nachmittags	Relative Feuchtigkeit um 8 Uhr Morgens und um 2 und um 8 Uhr Nachmittags	Stunden Sonne zwischen 6¼ Uhr Morgens und 5¾ Uhr Abends
In der Erde wurzelnde Pflanze:									
25. Mai	(4,55 PM,	} 0,20					8 AM: 10	8 AM: 94	
	7,45 PM			4841,5			2 PM: 10	2 PM: 90	
		} 0,19					8 PM: 8	8 PM: 90	0
26. Mai	8,30 AM	} 0,70		4839,1		10	8 AM: 9,5	8 AM: 69	
	4,50 PM			4833,3		12	2 PM: 9,5	2 PM: 73	
							8 PM: 8	8 PM: 92	0
27. Mai	Nicht beobachtet.								
28. Mai	9,50 AM	} 1,70		4846,0			8 AM: 11	8 AM: 63	
	4,30 PM			4834,7			2 PM: 15	2 PM: 53	7½
		} 0,28					8 PM: 9	8 PM: 84	
29. Mai	8,20 AM	} 1,90		4830,2		9	8 AM: 14	8 AM: 44	
	4,35 PM			4814,6			2 PM: 15	2 PM: 49	6
							8 PM: 10	8 PM: 80	
Neue Pflanze:									
1. Juni	4,15 PM			4970,5	167		8 PM: 19	8 PM: 42	10
		} 0,43	} 0,26						
2. Juni	8,30 AM			4963,5		16	8 AM: 16	8 AM: 71	
	4,50 PM	} 3,30	} 1,80	4936,3	(184)		2 PM: 27	2 PM: 30	10½
		} 0,44	} 0,24				8 PM: 21	8 PM: 70	
3. Juni	7,40 AM	} 3,07	} 1,53	4929,8		18	8 AM: 20	8 AM: 68	
	4,45 PM			4902,2	200)	26	2 PM: 28	2 PM: 49	10
		} 0,36	} 0,18	4969,8			8 PM: 15	8 PM: 80	
4. Juni	7,55 AM	} 2,71	} 1,24	4964,3		13	8 AM: 16	8 AM: 65	
	4,20 PM			4941,7	218	25,5	2 PM: 22	2 PM: 45	9½
	4,40 PM			4965,3			8 PM: 18	8 PM: 84	

	In Wasser stehende Pflanze:						
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- und Unterfläche der Blattspreiten und Aussenfläche der Scheiden und Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Luft zwischen Topfwandung und Glasgefäss °C.	Regen mm
25. Mai	(5 PM)	0,20					
	7,45 PM			2210,9		9	13,5
		0,23					
26. Mai	8,35 AM			2208,0		10	
	4,50 PM	0,73		2202,0		12	1,5
				2218,3			
27. Mai	Nicht beobachtet.						
28. Mai	9,55 AM	1,10		2217,8			
	4,25 PM			2210,3			0
		0,20					
29. Mai	8,25 AM	1,18		2207,1		12	
	4,30 PM			2197,7			0
	Neue Pflanze:						
1. Juni	4,15 PM			2208,1	(54)	25	0
		0,27	**0,50**[1]				
2. Juni	8,25 AM			2203,8		19	
	4,55 PM	1,14	1,80	2194,2	63	19	0
		0,16	**0 25**	2216.8			
3. Juni	7,35 AM			2214,5		20	0
	4,55 PM	0,88	1.23	2206,4	(72)		
		0,11	0,15				
4. Juni	7,50 AM			2204,7		18	
	4,20 PM	0,64	0,80	2199,3	(81)	26	0
	4,55 PM			2207,1			

1) Derjenige auf dieselbe Zeit sich beziehende Verdampfungswerth der eingewurzelten und der in Wasser stehenden Pflanze, welcher am grössten ist, wurde durch fetten Druck hervorgehoben.

Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- u. Unterfläche d. Blattspreiten u. Aussenfläche d. Scheiden u. Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Erde im Topf °C.	Lufttemperatur um 8 Uhr Morgens und um 2 und 8 Uhr Nachmittags	Relative Feuchtigkeit um 8 Uhr Morgens und um 2 und um 8 Uhr Nachmittags	Stunden Sonne zwischen $6\frac{1}{4}$ Uhr Morgens und $5\frac{3}{4}$ Uhr Abends
In der Erde wurzelnde Pflanze:									
	(4,40 PM)	0,61	0,28						
5. Juni	8,19 AM			4955,7		17	8 AM: 21	8 AM: 45	
	8,39 AM	4,47	1.98				2 PM: 26	2 PM: 38	11
	4,36 PM			4920,2	(226)	29	8 PM: 20	8 PM: 63	
	4,57 PM	0,78	0,34						
6. Juni	8 35 AM	5,52	2,34	4908,1		19	8 AM: 22	8 AM: 60	
	4,40 PM			4864,3	236	31	2 PM: 28	2 PM: 29	11
		0,60	0,25				8 PM: 19	8 PM: 71	
7. Juni	8,30 AM			4855,0		16	8 AM: 19	8 AM: 58	
Neue Pflanze.									
	11,45 AM	0,47	0,70	4589,0	(67)	22	2 PM: 20	2 PM: 59	
	4,30 PM			4586,8			8 PM: 13	8 PM: 65	$6\frac{1}{2}$
		0,08	0,11						
8. Juni	7,45 AM			4585 6		12	8 AM: 15	8 AM: 47	
	4,25 PM	0,47	0,65	4581,6	71	20	2 PM: 18	2 PM: 51	$6\frac{1}{4}$
		0,02	0,03				8 PM: 13	8 PM: 81	
9 Juni	8,15 AM	0,50	0,70	4581,3		12	8 AM: 12	8 AM: 70	
	4,30 PM			4577,2	(74)	16	2 PM: 15	2 PM: 57	$1\frac{1}{4}$
		0,08	0,10				8 PM: 12	8 PM: 97	
10. Juni	9,15 AM			4575 8		13	8 AM: 12	8 AM: 62	
	4,15 PM	0,60	0,77	4571,6	78	19,5	2 PM: 17	2 PM: 42	$4\frac{1}{4}$
		0,07	0,10				8 PM: 12	8 PM: 75	
11. Juni	7,45 AM	0,55	0,70	4570,6		11	8 AM: 11	8 AM: 80	
	4,10 PM			4566,0	(80)	20,5	2 PM: 19	2 PM: 45	$4\frac{1}{2}$
		0,13	0,16				8 PM: 13	8 PM: 80	
12. Juni	8,45 AM	0,77	0,93	4564,4		13	8 AM: 13	8 AM: 96	
	4,15 PM			4558,7	82	22	2 PM: 19	2 PM: 50	$7\frac{1}{4}$
							8 PM: 11	8 PM: 86	

In Wasser stehende Pflanze:							
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- und Unterfläche der Blattspreiten und Aussenfläche der Scheiden und Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Luft zwischen Topfwandung und Glasgefäss °C.	Regen mm
	(4,55 PM)						
		0,15	0,20				
5. Juni	8 AM			2204,9		20	
	8,15 AM				(91)		
		0,59	0,64				
	4,57 PM			2199,8		27,5	0
	5,16 PM			2222,2			
		0,12	0,12				
6. Juni	8,22 AM			2220,4	101	25	0
		0,49	0,49				
	4,55 PM			2216,4		29	
		0,07	0,06				
7. Juni	8,15 AM			2215,3	112	21	0
Neue Pflanze:							
	11,30 AM			2203,8	(80)	21	
		0,82	1,0				
	4,50 PM			2199,4			
		0,14	0,17				
8. Juni	7,40 AM			2197,4		16	
		0,59	0,70				
	4,40 PM			2192,1	84	19	0
		0,07	0,10				
9. Juni	7,55 AM			2191,0		13	
		0,35	0,40				
	4,35 PM			2188,0	88	15	0,4
		0,08	0,10				
10. Juni	9,15 AM			2186,6		15	
		0,54	0,60				
	4,25 PM			2182,8	(92)	18,5	0
		0,06	0,07				
11. Juni	7,40 AM			2181,9			
		0,46	0,48				
	4,15 PM			1178,0	96		0,2
		0,06	0,06				
12. Juni	8,40 AM			2177,0		12	
		0,57	0,57				
	4,25 PM			2172,6	(100)	22	0,4

Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- u. Unterfläche d. Blattspreiten u. Aussenfläche d. Scheiden u. Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Erde im Topf °C.	Lufttemperatur um 8 Uhr Morgens und um 2 und 8 Uhr Nachmittags	Relative Feuchtigkeit um 8 Uhr Morgens und um 2 und um 8 Uhr Nachmittags	Stunden Sonne zwischen $6\frac{1}{4}$ Uhr Morgens und $5\frac{3}{4}$ Uhr Abends
In der Erde wurzelnde Pflanze:									
	(4,15 PM)	0,10	0,12						
13. Juni	7,50 AM			4557,1		12	8 AM: 12	8 AM: 58	
	4,50 PM	0,80	0.92	4549,8	84)	20	2 PM: 16	2 PM. 45	4
							8 PM: 12	8 PM: 58	
		0,14	0,17						
14. Juni	8,20 AM			4547,7			8 AM: 14	8 AM: 50	
	4,15 PM	0,80	0,98	4541,5	86	21	2 PM: 19	2 PM: 45	$10\frac{3}{4}$
							8 PM: 13	8 PM: 65	
		0,15	0,18						
15. Juni	7,45 AM			4538,9			8 AM: 17	8 AM: 51	
	4,10 PM	1,20	1,87	4528,9	(88		2 PM: 21	2 PM: 35	$11\frac{3}{4}$
							8 PM: 12	8 PM: 85	
		0,15	0.18						
16. Juni	8,45 AM			4526,1	(90)		8 AM: 16	8 AM: 75	
Neue Pflanze:									
	11,50 AM	0,72	1,84	4881,6			2 PM: 21	2 PM: 37	
	4,25 PM			4878,3	(54)	23	8 PM: 17	8 PM: 45	$6\frac{1}{2}$
		0,23	0,42						
17. Juni	9,30 AM			4874,4			8 AM: 20	8 AM: 68	
	4,20 PM	0.75	1,18	4869,3	66	17	2 PM: 21	2 PM: 54	$4\frac{1}{2}$
							8 PM: 17	8 PM: 77	
		0,25	0,39						
18. Juni	9 AM			4865,2			8 AM: 20	8 AM: 50	
	4,20 PM	1,84	2,57	4851,7	(78)		2 PM: 26	2 PM: 25	$10\frac{1}{2}$
							8 PM: 19	8 PM: 52	
		0,37	0,48						
19. Juni	8,35 AM			4845,6		17	8 AM: 17	8 AM: 77	
	4,40 PM	1,02	1,12	4837,4	91	23	2 PM: 20	2 PM: 60	$4\frac{1}{2}$
							8 PM: 18	8 PM: 60	
		0,31	0,34						
20. Juni	9,10 AM			4832,3		17	8 AM: 17	8 AM: 65	
	4,45 PM	1,63	1,50	4820,1	(97	24	2 PM: 23	2 PM: 40	$3\frac{1}{2}$
							8 PM: 20	8 PM: 65	

In Wasser stehende Pflanze:							
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- und Unterfläche der Blattspreiten und Aussenfläche der Scheiden und Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Luft zwischen Topfwandung und Glasgefäss °C.	Regen mm
	(4,25 PM)	0,07	0,07				
13. Juni	7,55 AM			2171,6		12	
		0,47	0,45				
	4,50 PM			2167,3	104	19,5	0
		0,08	0,08				
14. Juni	8,30 AM			2166,0		18	
		0,41	0,39				
	4 PM			2162,9	(108)	21	0
		0,10	0 10				
15. Juni	7,5 AM			2161,3		20	
		0,27	0,25				
	4,5 PM			2159,1	(112)	24,5	0
		0,03	0,03				
16. Juni	8,50 AM			2158,6	(116)	22	0
Neue Pflanze:							
	11,40 AM			2202,0		24	
		0,96	1,10				
	4,5 PM			2197,8	88		0
		0,21	0,23				
17. Juni	9,25 AM			2194,2		26	
		0,61	0,70				
	4,35 PM			2189,9	(88)	32	0
		0,14	0,16				
18. Juni	9,5 AM			2187,6			
		0,58	0,66				
	4,7 PM			2183,5	88		0
		0,13	0,14				
19. Juni	8,40 AM			2181,4		20	
		0,39	0,45				
	4,30 PM			2178,4	(88)	23	0
		0,13	0,15				
20. Juni	9,15 AM			2176,3		21	
		0,45	0,51				
	4,30 PM			2173,1	88	23	0

Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- u. Unterfläche d. Blattspreiten u. Aussenfläche d. Scheiden u. Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Erde im Topf °C.	Lufttemperatur um 8 Uhr Morgens und um 2 und 8 Uhr Nachmittags	Relative Feuchtigkeit um 8 Uhr Morgens und um 2 und um 8 Uhr Nachmittags	Stunden Sonne zwischen 6¼ Uhr Morgens und 5¾ Uhr Abends
In der Erde wurzelnde Pflanze.									
	(4,45 PM)	0,23	0,24						
21. Juni	6.30 AM	1,40	1,25	4816,9		18	8 AM: ·0	8 AM: 70	
	4.55 PM			4802,6	104	26	2 PM: 24	2 PM: 55	2
		0,13	0,12				8 PM: 19	8 PM: 80	
22. Juni	6.30 AM	0,56	0,51	4800,9		17	8 AM: 13	8 AM: 90	
	4,40 PM			4794,2	110	20	2 PM: 16	2 PM: 74	¾
		0,25	0,23				8 PM: 16	8 PM: 65	
23. Juni	6,45 AM	1,56	1,35	4790,6		14	8 AM: 12	8 AM: 77	
	4,50 PM			4773,2	116)	26	2 PM: 21	2 PM: 31	7
		0,27	0,24				8 PM: 16	8 PM: 69	
24. Juni	6,50 AM	1,51	1,24	4769,4		14	8 AM: 15	8 AM ?	
	4,35 PM			4754,4	(122)	22	2 PM: 20	2 PM: 40	3½
		0,23	0,19				8 PM: 15	8 PM: 84	
25. Juni	7 AM	1,76	1,37	4751,4		13	8 AM: 15	8 AM: 60	
	4 PM			4735,6	129	23	2 PM: 19	2 PM: 40	8½
							8 PM: 14	8 PM: 62	
Neue Pflanze:									
27. Juni	11,50 AM	0.80	0,92	3965,4			8 AM: 16	8 AM: 55	
	4 55 PM			3961,4	(87)	23	2 PM: 19	2 PM: 39	10½
		0,13	0,15				8 PM: 14	8 PM: 69	
28. Juni	6,40 AM	0,98	1,07	3959 6		14	8 AM: 15	8 AM: 62	
	4,50 PM			3949,6	(91)	25	2 PM: 22	2 PM: 45	8
		0,18	0 19				8 PM: 19	8 PM: 65	
29. Juni	6.25 AM	0.66	0.69	3947,2		16	8 AM: 12	8 AM: 79	
	4,35 PM			3940,5	95	23	2 PM: 19	2 PM: 77	2½
							8 PM: 17	8 PM: 83	

Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- und Unterfläche der Blattspreiten und Aussenfläche der Scheiden und Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Luft zwischen Topfwandung und Glasgefäss °C.	Regen mm
In Wasser stehende Pflanze:							
	(4,30 PM)	0,09	0,10				
21. Juni	6,45 AM	0,47	0,54	2171,8		17,5	
	4,40 PM			2167,2	(88)	25	3
		0,09	0,10	2197,2			
22. Juni	6,40 AM	0,31	0,36	2196,8	86	14	
	4,55 PM			2193,6	(88)	20	0
		0,09	0,10				
23. Juni	6,35 AM	0,37	0,42	2192,4		13	
	5,5 PM			2188,5	(88)	25	0,2
		0,04	0,05				
24. Juni	6,30 AM	0,23	0 26	2187,9		13	
	4,50 PM			2185,5	(88)	21	3,5
		0,03	0,03				
25. Juni	6,55 AM	0,20	0,22	2184,9		16	
	4,20 PM			2183,3	88	21	1,5
Neue Pflanze:							
27. Juni	11,55 AM	0,43	0,92	2201,1			
	4,45 PM			2199,0	(47)	23	0
		0,09	0,20				
28. Juni	6,50 AM	0,33	0,64	2197,8		15	
	4,40 PM			2194,5	52	23	0
		0,09	0,18				
29. Juni	6,35 AM	0,24	0,42	2193,3		16	
	4,30 PM			2191,0	(58)	22	1,5

	In der Erde wurzelnde Pflanze:								
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- u. Unterfläche d. Blattspreiten u. Aussenfläche d. Scheiden u. Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Erde im Topf °C.	Lufttemperatur um 8 Uhr Morgens und um 2 und 8 Uhr Nachmittags	Relative Feuchtigkeit um 8 Uhr Morgens und um 2 und um 8 Uhr Nachmittags	Stunden Sonne zwischen $6\frac{1}{4}$ Uhr Morgens und $5\frac{3}{4}$ Uhr Abends
	(4,35 PM	0,14	0,14						
30. Juni	6,25 AM 5,55 PM	1,03	1,01	3938,6 3926,8	(102)	15 24	8 AM: 15 2 PM: 19 8 PM: 15	8 AM: 80 2 PM: 50 8 PM: 70	$5\frac{1}{4}$
		0,21	0,21						
1. Juli	6 35 AM 4,35 PM	0,54	0,50	3924,1 3918,7	(109)	13 20	8 AM: 12 2 PM: 17 8 PM: 14	8 AM: 98 2 PM: 65 8 PM: 80	6
		0,14	0,18						
2. Juli	7,20 AM 4,15 PM	1,26	1,17	3916,6 3905,2	108	14 21	8 AM: 15 2 PM: 18 8 PM: 13	8 AM: 68 2 PM: 60 8 PM: 94	$1\frac{1}{2}$
		0,14	0,18						
3. Juli	6,30 AM 4,45 PM	0,61	0,54	3903,3 3897,0	(115)	12 20	8 AM: 14 2 PM: 17 8 PM: 13	8 AM: 81 2 PM: 70 8 PM: 90	$1\frac{3}{4}$
		0,15	0,18						
4. Juli	6,30 AM 4,45 PM	0,10	0,08	3894,9 3893,9	(122)	13 15	8 AM: 12 2 PM: 14 8 PM: 14	8 AM: 97 2 PM: 94 8 PM: 88	0
		0,09	0,08						
5. Juli	6,30 AM 4,40 PM	0,20	0,16	3892,7 3890,7	(129)	14 16	8 AM: 14 2 PM: 14,5 8 PM: 13	8 AM: 92 2 PM: 92 8 PM: 94	0
		0,04	0,03						
6. Juli	6,40 AM 4.40 PM	0,41	0,30	3890,1 3886,0	135	13 17	8 AM: 13 2 PM: 14,5 8 PM: 13	8 AM: 90 2 PM: 80 8 PM: 75	0
		0,11	0,08						
7. Juli	6,30 AM 4,50 PM	1,21	0 88	3884,5 3872,0	(139)	13 23	8 AM: 14 2 PM: 19 8 PM: 15	8 AM: 78 2 PM: 55 8 PM: 80	$4\frac{1}{2}$
		0,15	0,11						
8. Juli	6,30 AM 5 PM	1,97	1,38	3869,9 3849,2	(143)	12 30	8 AM: 18 2 PM: 24 8 PM: 20	8 AM: 80 2 PM: 45 8 PM: 70	$10\frac{1}{4}$

In Wasser stehende Pflanze:							
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- und Unterfläche der Blattspreiten und Aussenfläche der Scheiden und Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Luft zwischen Topfwandung und Glasgefäss °C.	Regen mm
	(4,30 PM)						
		0,04	0,07				
30. Juni	6,35 AM			2190,4		15	
		0,33	0,52				
	4,40 PM			2187,1	(64)	23	4
		0,06	0,09				
1. Juli	6,40 AM			2186,2		14	
		0,19	0,27				
	4,20 PM			2184,4	(70)	20	7
		0,07	0,10				
2. Juli	7,20 AM			2183,4		14	
		0,32	0,43				
	4,10 PM			2180,5	(75)	20	0,3
		0,05	0,07				
3. Juli	6,40 AM			2179,7		13	
		0,23	0,29				
	4,30 PM			2177,4	80	21	20
		0,06	0,07				
4. Juli	6,45 AM			2176,6		13	
		0,02	0,02				
	4,40 PM			2176,4	(86)	16	6
		0,05	0,06				
5. Juli	6,40 AM			2173,7		15	
		0,11	0,12				
	4,20 PM			2174,6	92	16	1,5
		0,01	0,01				
6. Juli	6,50 AM			2174,5		13	
		0,18	0,18				
	4,30 PM			2172,8	(98)	17	0,1
		0,05	0,05				
7. Juli	6,40 AM			2172,1		13	
		0,29	0,28				
	4,40 PM			2169,2	104	25	0
		0,03	0,03				
8. Juli	6,45 AM			2168,8		13	
		0,38	0,27				
	4,40 PM			2165,0	(110)	28	0

In der Erde wurzelnde Pflanze:									
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- u. Unterfläche d. Blattspreiten u. Aussenfläche d. Scheiden- u. Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	°Temperatur der Erde im Topf °C.	Lufttemperatur um 8 Uhr Morgens und um 2 und 8 Uhr Nachmittags	Relative Feuchtigkeit um 8 Uhr Morgens und um 2 und um 8 Uhr Nachmittags	Stunden Sonne zwischen 6¼ Uhr Morgens und 5¾ Uhr Abends
	(5 PM)	0,23	0,16						
9. Juli	7,30 AM	2,05	1,40	3845,9		18	8 AM: 20	8 AM: 88	
	4,15 PM			3828,5	147	18	2 PM: 22	2 PM: 60	$5^1/_2$
							8 PM: 16	8 PM: 90	
Mittelwerthe:									
Nachtverdampfung			0,19						
Tagesverdampfung			1,08						

Die Hauptresultate wurden in Taf. VII noch graphisch vorgestellt.

Resultate.

Zunächst vergleiche ich die Resultate bei Haberlandt's Vater mit den meinigen bei in der Erde wurzelnden Topfpflanzen. Wir finden dabei Folgendes:

1. Die Verdampfung war für den Roggen bei Haberlandt sen. im Mittel in einer Nachtstunde bei den noch nicht blühenden Pflanzen (auch die meinigen waren noch nicht in Blüthe) 0,07 beim ersten Versuch, 0,06 beim zweiten.

Bei mir war diese Zahl 0,19, also bedeutend grösser.

2. In ähnlicher Weise berechnet gab die Tagesverdampfung bei Haberlandt 0,16 im ersten Versuch, 0,18 beim zweiten.

Bei mir 1,08, also 6 Mal grösser.

3. Das Verhältniss zwischen der Tages- und der Nachttranspiration ist also bei Haberlandt's Vater wie 2,6 zu 1.

Bei mir wie 5,7 zu 1.

4. Der Unterschied zwischen den Mittelwerthen bei Haberlandt und bei mir könnte zum Theil die Folge sein von Wetterverschiedenheiten. Aber auch die bei uns beiden an für Verdampfung günstigen Tagen angestellten Versuche gaben sehr ver-

In Wasser stehende Pflanze:							
Datum	Stunde	Verdampft per Stunde g	Verdampfung per Stunde und per 100 qcm Oberfläche der Pflanze g	Topfgewicht g	Ober- und Unterfläche der Blattspreiten und Aussenfläche der Scheiden- und Oberfläche des freiliegenden Stengels qcm	Temperatur der Luft zwischen Topfwandung und Glasgefäss °C.	Regen mm
	(4 40 PM)	0,05	0,05				
9. Juli	7,40 AM			2164,3		19	
	5 PM	0,24	0,21	2162,1	(116)	20	25.5
			0,11				
			0,53				

schiedene Resultate. So ist der Maximum-Werth bei **Haberlandt** (sich beziehend auf den ersten Versuchstag, mit heiterer Luft und hoher Temperatur) per Stunde 0,56.

Bei mir ist der Maximum-Werth (für den 18. Juni) 2,37.

5. Sub 3 haben wir das Verhältniss zwischen der stündlichen Tages- und Nachttranspiration in den Versuchen von **Haberlandt's** Vater angegeben. Es war dies wie 2,6 zu 1.

Wenn wir dasselbe Verhältniss auch für den Weizen und für die Gerste (die **Haberlandt** citirt) berechnen, finden wir:

für den Weizen wie 2,3 zu 1,
für die Gerste wie 3,5 zu 1.

Ich habe also zu meinen Versuchen eine Cerealie verwendet, die, wenn ich mich auf **Haberlandt's** Vater Versuche stützen darf, nur in ziemlich geringem Grade die Neigung hat, Nachts weniger zu verdampfen als der Weizen, und die zu gleicher Zeit Nachts wieder mehr verdampft als die Gerste.

Ich war also auch insofern wohl berechtigt, den Roggen zu meinen Versuchen zu verwenden.

In Bezug auf die Vergleichung meiner beiden Serien: in Erde wurzelnde und in Wasser stehende Pflanzen hebe ich hervor:

1. Dass meine in Erde wurzelnden Pflanzen ein bedeutend höheres Mittel ergaben (für die Nacht 0,19 gegen 0,12, für den Tag 1,08 gegen 0,52)[1]).

2. Und zwar ist das sub 1 erwähnte Resultat nicht die Folge vereinzelt auftretender übergrosser Werthe bei den in Erde wurzelnden Pflanzen; diese gaben fast überall grössere Werthe. Am meisten weicht die Serie ab, welche den 7. Juni anfängt; hier gab die in Wasser stehende Pflanze an dem ersten Tag einen bedeutend grösseren Werth, am zweiten jedoch einen nur sehr wenig grösseren, und schon von dem dritten an war das Verhältniss gerade umgekehrt.

3. Während die Verdampfung bei den in der Erde wurzelnden Pflanzen während der ganzen Versuchsdauer mit dem Wetter stark auf- und abwärts geht — wie schon erwähnt, blieben die Pflanzen bis zum letzten Tag ganz frisch —, nahm bei den in Wasser gestellten die Verdampfung ziemlich regelmässig ab. Die Witterung rief nur noch geringe Schwankungen hervor.

4. Aus der geringeren Transpiration meiner in Wasser gestellten Pflanzen, aus der Abnahme ihrer Verdampfung, aus der allmählichen Vertrocknung, aus dem geringeren Werth der Verdampfungszahlen des Vaters Haberlandt — aus diesem allen geht hervor, dass die aus dem Boden gehobenen und in Wasser gestellten Pflanzen Haberlandt's für quantitative Transpirationsversuche nicht zu verwenden sind.

Figuren-Erklärung.

Taf. VII.

Die Verdampfungsgrössen der beiden Serien wurden in Tafel VII graphisch vorgestellt.

Unten befinden sich die Curven für die in der Erde wurzelnden, oben für die in Wasser stehenden Pflanzen. Zwischen diesen beiden sind die meteorologischen Curven eingeschaltet.

Die aufeinander folgenden Endpunkte der Ordinaten, welche die Grösse der Tagesverdampfung vorstellen, wurden durch gerade Linien verbunden; so auch die Endpunkte der Nachtverdampfungsordinaten.

Von meteorologischen Daten wurden graphisch eingetragen: die Sonnenscheinstunden jeden Tages und die relative Feuchtigkeit und die Temperatur Nachmittags um 2 Uhr.

---

1) Natürlich ist der Unterschied der Transpiration zwischen beiden Serien kleiner, je nachdem die betrachteten Perioden von kürzererer Dauer sind. Aber auch wenn wir sie für drei Tage und drei Nächte vergleichen (Haberlandt sen. stellte seine Versuche während drei bis vier Tagen an), sind sie noch bedeutend, denn ich erhalte dann für die in der Erde verbliebenen Pflanzen die Werthe 1,18 für den Tag und 0,22 für die Nacht, und für die in Wasser gestellten die Zahlen 0,86 und 0,19.

Ueber die Blüthen und Früchte des Papiermaulbeerbaums (*Broussonetia papyrifera* Vent.)

(6. Mittheilung aus dem botanischen Garten zu Frankfurt a. M.)

Von

M. Möbius

Mit 7 Textfiguren.

Im botanischen Garten zu Frankfurt a. M. stehen zwei Exemplare des Papiermaulbeerbaums, ein männliches und ein weibliches, welche als fast meterhohe Stecklinge von Herrn Prof. Rein aus Japan importirt und 1875 gepflanzt, jetzt eine Höhe von ca. 10 m erreicht haben. Im Herbste prangt der weibliche Baum im Schmuck seiner eigenthümlichen rothen Früchte, und das Material, das hier zur Untersuchung zu Gebote steht, hat den Verf. veranlasst, die Blüthen- und Fruchtentwickelung dieser Pflanze zu untersuchen. Da nun die Ergebnisse dieser Untersuchung von den bisher publicirten Angaben etwas abweichen und dieselben in manchen Punkten ergänzen können, so sollen sie hier mit einigen anderen Beobachtungen und der Zusammenstellung früherer Berichte veröffentlicht werden. Eine genaue Kenntniss des Baumes ist um so erwünschter, als er zu den ältesten Kulturpflanzen, wenigstens in Asien, gehört. Nach Rein (Japan, Bd. II, p. 195) schreibt in Japan die alte Sage seine Einführung der hocherhabenen Gottheit Taka-mi-musubi zu, die zwei untergebenen Göttern Befehl ertheilte, dass sie Kôdzu *(Broussonetia)* und Asa *(Cannabis)* pflanzen sollten, um die Rinde des einen und den Bast des anderen zu gewinnen und zu verarbeiten. Wann und durch wen die Pflanze nach Europa kam, scheint nicht genau bekannt zu sein, dass sie aber bereits im vorigen Jahrhundert hier in botanischen Gärten kultivirt wurde, geht aus Poiret's Beschreibung in Lamarck's Ency-

clopädie[1]) hervor. Was hier über das Bekanntwerden unseres Baumes gesagt wird, ist so interessant und gewiss so wenig bekannt, dass es sich verlohnt, es zu wiederholen: „Dieser interessante Baum ist zwar schon lange, aber nur unvollständig bei den europäischen Botanikern bekannt, obgleich er in mehreren Gärten in Kultur ist, wo er sehr gut gedieh; aber es wuchsen dort nur die männlichen Individuen, deren Blüthen wegen ihrer Uebereinstimmung mit denen des Maulbeerbaumes ihn mit Recht zu dieser Gattung rechnen liessen. Obwohl man vermuthete, dass die weibliche Pflanze ähnliche Früchte wie die andern Maulbeerbäume besässe, war man doch begierig, sie zu erhalten, und die Professoren des naturhistorischen Museums zu Paris hatten die Reisenden, welche nach Indien kamen, oft aufgefordert, ihnen auch solche Individuen zu senden, als ein eigenthümlicher Zufall sie ihnen zuführte. Der Bürger Broussonet, ein sehr verdienstvoller Naturforscher, reiste vor einigen Jahren in Schottland und entdeckte dort einen Baum, der schon lange in diesem Lande kultivirt wurde und über den man nichts weiter wusste. Aus dem Habitus und den Eigenschaften dieses Baumes schloss der Naturforscher, dass es wohl das weibliche Exemplar dieses angeblichen Maulbeerbaumes sein könnte, das man sich so lebhaft wünschte. Er schickte davon sofort mehrere Stecklinge dem Garten des Museums zu Paris, wo sie so gut gediehen, dass bald darauf diese Bäume zum grossen Erstaunen der Naturforscher sehr schöne lebhaft rothe Früchte trugen, die ganz verschieden waren von denen des Maulbeerbaums. Sie wurden sorgfältig von den Professoren dieses Instituts beobachtet. Lamarck liess sie unter dem Namen *Papyrius* in seinen Illustrations des Genres abbilden; L'héritier hatte sie ebenfalls beschrieben und abgebildet, indem er die neue Gattung dem Gelehrten, der ihre Entdeckung gemacht hatte, widmete, aber L'héritier hat, von einem plötzlichen Tode ereilt, seine Arbeit nicht veröffentlicht. Die Gattung wurde erst von Ventenat beschrieben, in seinem ausgezeichneten Werke „le Tableau du Règne végétal"[2]).

1) Encyclopédie méthodique. Botanique. T. V. Paris 1804, p. 4.

2) Duhamel (Traité des arbres et arbustes que l'on cultive en France, Nouvelle édition, T. II, Paris 1804, p. 27) stellt die Sache freilich etwas anders dar und schreibt die Entdeckung des weiblichen Baumes dem George Banks zu: „Es ist merkwürdig, dass man lange Zeit in Europa nur männliche Individuen kannte und dass es der berühmte Sir George Banks war, der zufällig die weibliche Pflanze im Garten

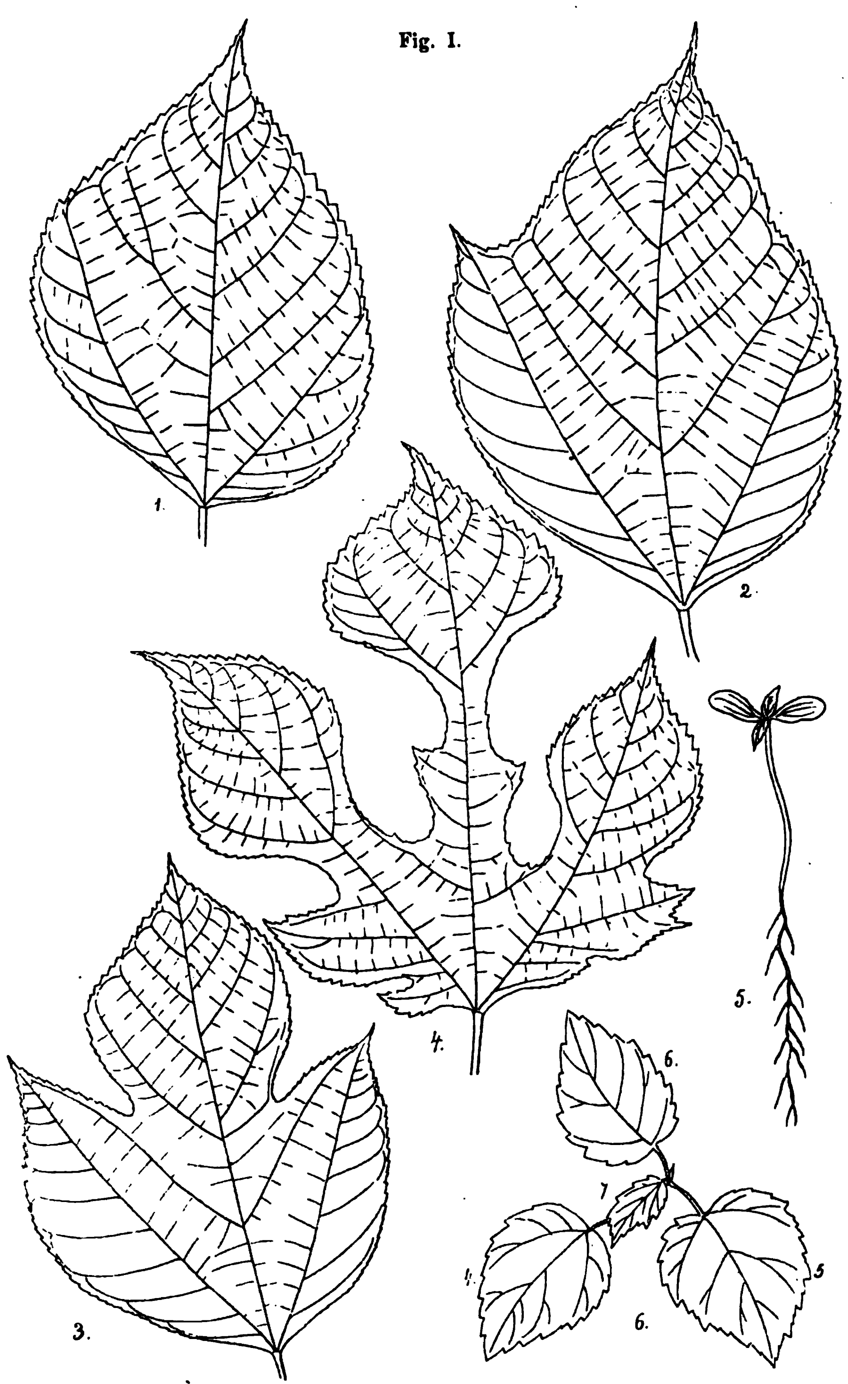
Hier haben wir also aufs Deutlichste dargestellt, wie der Baum mit seinen Früchten in Europa bekannt wurde, und die Erklärung dafür, dass wir nicht den Namen L'Héritier, sondern Ventenat als Autornamen für die Gattung (*Morus* L., *Papyrius* Lam.) angegeben finden, sowie drittens die Begründung für den Namen *Broussonetia*. Die Verwandtschaft dieser Gattung mit *Morus* hatte man erkannt, doch ist jetzt (cf. die Bearbeitung der Familie *Moraceae* durch Engler in den „natürlichen Pflanzenfamilien", Bd. III, I. Abth.) jede Gattung zur Vertreterin einer besonderen Untergruppe der Gruppe *Moroideae* erhoben worden: zu den *Moreae* gehören ausser *Morus* noch fünf weniger bekannte Gattungen, bei denen allen die männlichen und weiblichen Blüthen in Scheinähren stehen. Zu den *Broussonetieae* werden acht Gattungen gerechnet, von denen ausser *Broussonetia* selbst die bekannteste *Maclura* ist und bei denen die männlichen Blüthen in Scheinähren, -trauben oder -köpfchen, die weiblichen in kugeligen Scheinköpfchen stehen. Es ist bekannt, dass bei den *Moraceae* merkwürdige Sammelfrüchte vorkommen, die theils durch die fleischige Ausbildung des Receptaculums, wie bei *Ficus*, theils durch eine ähnliche Bildung des Perigons, wie bei *Morus*, theils durch fleischige Entwickelung der beiden genannten Theile, wie bei *Maclura* und *Artocarpus*, entstehen, wenn wir hier nur an die bekanntesten erinnern wollen. Aehnliche Früchte finden wir auch bei den *Urticaceae*, z. B. feigenähnliche Blüthenstände bei *Elatostemma ficoides*, schüsselförmige bei *Lecanthus*, bei *Urera* tritt eine Verdickung der bleibenden Blüthenhülle um die Fruchtknoten ein, bei *Laportea* eine solche der Blüthenstiele. Ferner treffen wir in beiden Familien bei manchen ihrer Vertreter in den Blüthenständen eigenthümliche schuppenförmige Gebilde, die als Bracteen bezeichnet werden. Sie bilden bei *Broussonetia* die Hauptmasse der weiblichen Inflorescenz und sind an der unreifen Sammelfrucht allein sichtbar, indem die Einzelfrüchte unter ihnen verborgen sind. Es scheint, dass über ihre morphologische Bedeutung im Allgemeinen bisher

von Oxford entdeckte, wo sie allen Botanikern unbekannt wuchs. Diese Entdeckung musste für Herrn Banks angenehm und überraschend sein, da er ja den grössten Theil des Landes, wo *Broussonetia* wächst, durchreist hatte, ohne eine einzige weibliche Blüthe dieses Baumes anzutreffen." Es ist ja wohl möglich, dass Banks die Entdeckung unabhängig von Broussonet ebenfalls gemacht hat, jedenfalls war aber die letztere früher gemacht oder wurde wenigstens früher bekannt, wie aus der Benennung der Pflanze hervorgeht.

noch keine Erklärungsversuche gemacht worden sind, obwohl Baillon für *Broussonetia* es als ausgemacht hinstellt, dass „ces longues écailles stériles que tout le monde connait“ aus unentwickelt bleibenden Blüthen entstehen. Um so mehr ist über den Verzweigungsmodus der Inflorescenzen geschrieben worden und für unsere *Broussonetia papyrifera* speciell ist die Erklärung ihrer Einzelfrüchte eine sehr verschiedenartige gewesen. So bietet denn die letztgenannte Pflanze in ihren Blüthenverhältnissen mehrere interessante Punkte dar, da ja auch die Bewegungserscheinungen, die wir beim Oeffnen der männlichen Blüthen und beim Abschleudern der Früchtchen wahrnehmen, hinzukommen, während in den vegetativen Eigenschaften die Vielgestaltigkeit der Blätter höchst eigenthümlich ist.

Um zunächst über diesen letzten Punkt einiges zu sagen, so dürfte der Papiermaulbeerbaum von allen Pflanzen die grösste Variabilität in dem Umriss seiner Blätter an ein und demselben Baume besitzen, indem er den gewöhnlichen Maulbeerbaum hierin weit übertrifft. Wir können uns eine Beschreibung der verschiedenen Blattformen ersparen, wenn wir auf die Figuren verweisen, die in $^1/_2$ der natürlichen Grösse einige solcher Formen vom ungetheilten bis zum stark fiederspaltigen wiedergeben (Fig. I, 1—4). Geht man von letzterem aus, so kann man sich alle die verschiedenen, in der Natur auftretenden Blätter leicht construiren indem man irgend einen oder mehrere oder alle der Ausschnitte sich ausgefüllt denkt. Sehr charakteristisch ist auch die Nervatur, wie sie an den Figuren angegeben ist: jedes Blatt besitzt drei von dem Grunde der Blattspreite an der Insertion des Stieles ausgehende Hauptnerven. Von diesen entspringen in spitzem Winkel Nerven zweiter Ordnung, welche nach dem Rande ziehen und dort in bogigem Verlaufe sich mit den nächstoberen vereinigen. Die von diesen ausgehenden Nerven dritter Ordnung bilden mit den vorigen ziemlich genau einen rechten Winkel und ebenso verhalten sich die kleineren von den Hauptnerven ausgehenden. Die feineren Verästelungen sind an den Figuren nicht mehr dargestellt, doch lässt sich in ihnen das Princip der rechtwinkeligen Schneidung noch bis zu einem gewissen Grade erkennen. Erwähnt sei noch, dass die Hauptlappen des Blattes in schlanke Spitzen ausgezogen sind und dass jeder Sägezahn des Blattrandes mit einer besonderen Spitze versehen ist.

Fig. I.



1—4. Vier verschiedene Blätter von demselben Baum, in $^1/_2$ der natürlichen Grösse. 5. Ein Keimpflänzchen, Ende Juni aus der Erde genommen, nat. Gr. 6. Keimpflänzchen vom 8. August, schräg von oben gesehen, nat. Gr. Die Zahlen bezeichnen die Entstehungsfolge der Blätter, das letztentfaltete ist also das siebente.

Es ist bekannt, dass die stark eingeschnittenen Blätter an den unteren Trieben, besonders an jugendlichen Pflanzen und am Stockausschlag der Bäume gefunden werden, während in der Laubkrone die Blätter meistens ungetheilt oder nur wenig eingeschnitten sind. Die zum Gebrauch in Japan gezogenen Pflanzen sind nach Rein immer Büsche, nur äusserst selten hat der genannte Reisende Bäume gesehen. „Die Vermehrung erfolgt durch Stecklinge. Jeden Spätherbst nach der Entlaubung schneidet man die jungen Schösslinge nahe der Erde ab und erzielt auf diese Weise nach 3—4 Jahren Büsche mit 4—7jährigen Trieben. Vom vierten Jahre an nach der Anpflanzung erreichen dieselben jährlich eine Länge von 1–3 m und bis zu 4 cm Umfang, und sind nun zu Papier verwendbar.“ An einem solchen Busch, wie er nach einem japanischen Holzschnitt auf Taf. X des Rein'schen Werkes dargestellt ist, sehen wir alle Blätter stark eingeschnitten; der männliche Baum auf Taf. VI, ebenfalls nach japanischem Holzschnitt, zeigt lauter unzertheilte Blätter; der weibliche Busch auf derselben Tafel zeigt dagegen mehr unzertheilte wie eingeschnittene Blätter, obgleich er nicht älter als jener andere Busch zu sein scheint. Wahrscheinlich kommt hier weniger das Geschlecht, als die Sorte in Betracht, da die Japaner viele Abarten des Papiermaulbeerbaums unterscheiden. Ich habe wenigstens nicht bemerken können, dass bei unseren zwei Exemplaren nach dem Geschlecht ein Unterschied in der Form der Blätter bestehe[1]).

Eine Erklärung der Zertheilung der Spreite bei einigen Blättern hat Kerner zu geben versucht (Pflanzenleben, 1. Aufl., I. Bd., p. 383): es sollen „Durchlässe sein in den breit angelegten und weithin

---

1) Ueber den angeblichen Unterschied zwischen den männlichen und weiblichen Bäumen des Papiermaulbeerbaumes vergl. J. Poisson, Sur la distinction des individus dans les plantes dioiques (Assoc. franç. pour l'avanc. des sc. 15. sess., 1 P. Paris 1887. p. 151, 152). Auf zwei ältere Abbildungen der zertheilten Blätter des Papiermaulbeerbaums sei hier noch aufmerksam gemacht. Die eine findet sich in Seba's Thesaurus, wo auf Tab. 28 ein grösserer Zweig dargestellt ist (nach einer Zeichnung des Consuls Witsen in Japan), dessen Blätter alle dieselbe Form haben und zwar fast genau dieselbe wie in unserer Fig. I, 4; die Nervatur ist aber hier unrichtig wiedergegeben. Die andere findet sich im „Naturforscher“, 4. Stück (1774) Tab. III als eine Illustration zu der XV. Abhandlung: „Die Pflanzen der Insel Outahitée, aus der Parkinson'schen Reisebeschreibung gezogen, und mit Anmerkungen erläutert von Z.“ Das Originalwerk Parkinson's, A Journal of a Voyage to the Soud-sea in His Majesty's ship, the Endeavour, London 1773, dem jedenfalls die Abbildung entnommen ist, habe ich nicht selbst nachsehen können.

Schatten spendenden oberen Blattflächen, durch welche auch auf tiefere Blattgebilde ein Theil der schräg von oben her einfallenden Lichtstrahlen gelangen kann". Demgemäss findet man solche Ausschnitte bei *Morus nigra* und *Broussonetia papyrifera* „immer nur an den oberen Blättern eines Zweiges und zwar am schönsten an aufrechten, schlanken Schösslingen, welche vom Grunde alter Strünke üppig emporschiessen". Diese Erklärung erscheint aber doch sehr zweifelhaft in Hinsicht darauf, dass man wenigstens bei *Broussonetia* die oberen Blätter in der Krone meistens unzertheilt, die an den Schösslingen aber meistens zertheilt findet, in letzteren sowohl die oberen als auch die unteren Blätter gleichmässig. Casali[1]) rechnet die Heterophyllie von *Broussonetia* zu denjenigen Fällen dieser Erscheinung, die unabhängig von einer direct wirkenden inneren oder äusseren Ursache, also arbiträr, auftreten. Ich glaube auch, dass wir hier auf eine biologische Erklärung verzichten müssen, ebenso wie bei der merkwürdigen, dieser an die Seite zu stellenden Erscheinung, welche die Blätter von *Ilex Aquifolium* bieten; hier sind, wie man allenthalben leicht beobachten kann, die Blätter im oberen Theile der Krone fast ganzrandig und unbewehrt, während die unteren Zweige Blätter mit sparrig abstehenden, stechenden Zähnen am Rande tragen[2]). Wir können also von der Heterophyllie bei *Broussonetia* nichts weiter sagen, als dass unsere Beobachtungen die bisherigen bestätigen und dass das Geschlecht der Bäume auf dieses Verhältniss keinen Einfluss zu haben scheint.

Wenn wir uns nun der Besprechung der Blüthen zuwenden, so ist zunächst die Differenz in der Blüthezeit zwischen dem männlichen und weiblichen Baume im hiesigen Garten zu erwähnen. Der erstere entwickelt nämlich seine Kätzchen fast 14 Tage früher als der letztere, ist dafür aber in der Laubentwickelung hinter diesem zurück. Für 1894 z. B. habe ich notirt, dass am 10. April der männliche Baum schon grosse, ziemlich reife Kätzchen hat, aber selbst am 18. April noch keine

1) L'eterofilia e le sue cause (Reggio nell' Emilia, 1892. kl. 8°. 12 p., 10. Taf.). Die Schrift ist mir nur aus dem Referat im botanischen Jahresbericht für 1892, Bd. I, p. 294, bekannt.

2) Auch hierfür giebt Kerner (l. c. p. 402) eine biologische Erklärung, die etwas gesucht erscheint. Immerhin halte ich es für ein Verdienst Kerner's, diese sonst vernachlässigten Erscheinungen in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen zu haben.

Blätter zeigt, während am weiblichen die Blätter schon einige Centimeter lang sind, aber noch keine Blüthenköpfchen sichtbar werden. Die Blätter erscheinen dort erst etwa vom 25. April an und sind am 23. Mai, wo der männliche Baum seine Kätzchen abwirft, noch deutlich von geringerer Grösse als am weiblichen Baum, dessen Blüthen erst gegen das Ende des Blühens der männlichen Kätzchen sich entwickeln. Im Jahre 1898[1]) ging die Entwickelung wegen der ungünstigen Witterung des Frühjahrs bedeutend später vor sich, aber mit den gleichen Unterschieden: am 20. April zeigt der männliche Baum grosse schwellende Knospen, beim weiblichen sind die Knospen noch kleiner. Am 7. Mai ist der männliche Baum mit grossen Kätzchen bedeckt, aber noch blattlos, der weibliche Baum hat kleine Blätter, deren Oberfläche schon am 2. sichtbar war, aber keine Blüthen, diese erscheinen erst am 16. Mai, und am 2. Juni haben sich die langen Griffel herausgestreckt, während die männlichen Blüthen fast alle verstäubt und am 9. Juni fast alle abgefallen sind. In diesem Jahre (1899) fand die Entwickelung ziemlich gleichzeitig wie im vorigen statt: am 30. Mai reichliches Stäuben der männlichen Kätzchen und Streckung der Griffel bei den weiblichen Köpfchen, am 6. Juni sind die meisten Kätzchen abgefallen, die weiblichen Köpfchen haben einen Durchmesser von 1 cm (ohne die Griffel) und sitzen auf 1 cm langen Stielen. Also die weiblichen Blüthen werden noch gerade befruchtungsreif, wenn die männlichen schon zu stäuben angefangen haben, aber es genügt dies für eine hinreichende Befruchtung, wie aus der reichlichen Ausbildung der Früchte mit normalen Samen hervorgeht. Dagegen ist es mir aufgefallen, wie selten man zur Bestäubungszeit ein Pollenkorn an den langen Griffeln finden kann.

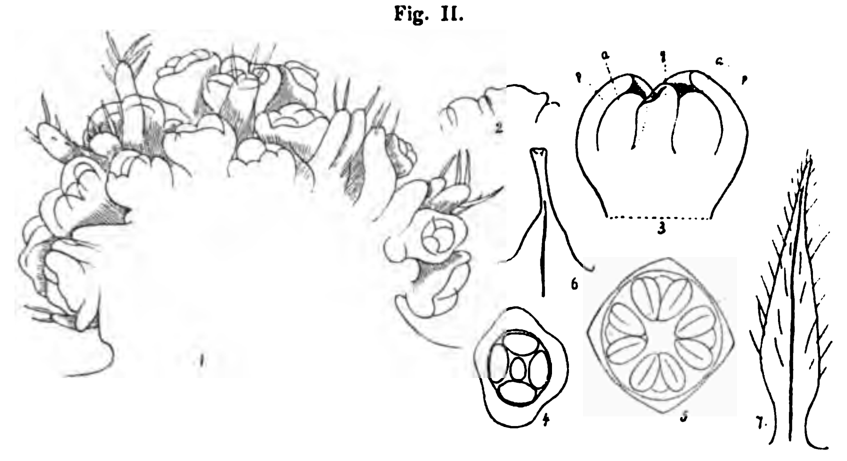
Wie die Belaubung bei den männlichen und weiblichen Bäumen ungleich ist, so ist es auch die Entlaubung, welche im hiesigen Garten von October bis Anfang November stattfindet, nachdem sich kurz vorher die Blätter gelb gefärbt haben. Und zwar verliert der weibliche Baum, der seine Blätter eher entwickelt als der männliche, sie auch früher als dieser, sodass dadurch eine gewisse Ausgleichung hergestellt wird.

Doch untersuchen wir jetzt die Entwickelung der männlichen und weiblichen Infloreszenzen etwas genauer. Das jüngste Stadium

1) Für die Zwischenjahre fehlen genaue Notizen.

eines männlichen Blüthenkätzchens, welches ich beobachtete, war das in einer am 4. April (1899) abgeschnittenen Knospe von ca. 2 mm Länge (Fig. II, 1). Die Achse des Kätzchens bildet hier ein breit zungenförmiges Gebilde, dessen oberer Rand mit den jungen Blüthen besetzt ist, an denen schon die Anlage der Staubgefässe zu erkennen ist. Die am weitesten entwickelten Blüthen finden sich auf dem oberen Rande; zwischen den Blüthenknospen ragen einzelne mit Haaren besetzte Schuppenblätter heraus. Die

Fig. II.



1. Junge männliche Inflorescenz, freigelegt. 2. Blüthenanlage aus dem Längsschnitt einer noch etwas jüngeren Inflorescenz. 3. Längsschnitt einer jungen männlichen Blüthe, *p* Perigon, *a* Staubgefässe, *g* Pistill. 4. Junge männliche Blüthe von oben. 5. Aeltere aber noch unreife männliche Blüthe von oben. 6. Pistill aus einer längs durchschnittenen reifen männlichen Blüthe. 7. Schuppe aus einer männlichen Inflorescenz.

Achse streckt sich dann und entwickelt weitere Blüthenknospen vom Rande aus nach der Mitte zu, letztere bleibt noch von solchen frei und ist hier mit vielen Haaren besetzt. In diesem Zustande, den ich auch schon in einer Mitte September untersuchten Knospe antraf, sieht die ganze Anlage sehr ähnlich einer jungen weiblichen Inflorescenz von *Morus nigra*, wie sie Baillon[1]) in Fig. 6 seiner Tafel darstellt; selbst die einzelnen Blüthenknospen sind sehr ähnlich, da in diesem Zustande in der weiblichen Blüthe von *Morus* die Staubgefässanlagen sehr stark hervortreten, in der männlichen Knospe von *Broussonetia* andererseits auch die Anlage

1) Mémoire sur le développement du fruit des Morées (Adansonia, vol. I, p. 226, tabl. VIII. Paris 1861).

des weiblichen Organs vorhanden ist. Später bedeckt sich die Kätzchenachse ganz mit Blüthenknospen, und an 2—3 mm langen Kätzchen ist es deutlich, dass die unteren in ihrem Wachsthum die oberen überholen, auch öffnen sich jene in der Regel eher als diese, wenn schon keine regelmässige Aufblühfolge am ausgebildeten Kätzchen vorhanden ist. Die Anlage der Einzelblüthen ist jedenfalls basipetal. Bei ihrer Entwickelung sieht man das Perigon zuerst als einen vierlappigen Wulst am Rande des nach oben verbreiterten Höckers auftreten (Fig. II, 2); vor jedem späteren Perigonblatt erhebt sich ein Staubgefäss, das zuerst als keulenförmiges Gebilde erscheint, und in der Mitte wächst ein ganz ähnliches keulenförmiges Gebilde hervor, die Fruchtknotenanlage, die in einem gewissen Zustande noch etwas über die Staubgefässanlagen hervorragt. In diesem Zustande wölbt sich der Rand ihres schief abgestutzten Endes über den centralen Theil hervor, wodurch die Fruchtknotenhöhle und die ungleiche Ausbildung der beiden Griffel, wie wir sie an der weiblichen Blüthe kennen lernen werden, angedeutet wird (Fig. II, 3). Später natürlich bleibt die Entwickelung des weiblichen Organs zurück und in der ausgebildeten männlichen Blüthe stellt es einen soliden Kegel dar, der an der Spitze einen ungefähr ebenso hohen griffelähnlichen Fortsatz trägt; dieser ist an seinem Ende etwas erweitert und schwach trichterförmig vertieft. Ein dünnes Gefässbündel steigt vom Grunde der Blüthe gerade bis zur Spitze des unteren kegelförmigen Theiles hinauf (Fig. II, 6). Das ganze Gebilde ist etwa 0,5 mm hoch, es enthält keine Spur von einer Samenknospe, während eine solche z. B. bei der rein diöcischen *Rhus vernicifera* in dem rudimentären Fruchtknoten der männlichen Blüthe ziemlich gut ausgebildet vorhanden ist [1]).

Es ist bekannt, wie unter der von dem Perigon gebildeten Wölbung, nach der Differenzirung von Staubfäden und Antheren, die ersteren weiter in die Länge wachsen und sich dabei so krümmen, dass die Anthere in einem Bogen nach unten hängt. Das Connectiv ragt buckelförmig über die Antherenhälften hervor und es sieht aus, als sei das Ende des Staubfadens durch die wie ein Pärchen Würste verbundenen Antherenhälften hindurchgesteckt (Fig. III, 1—3). Dieselben öffnen sich mit je einem auf der

1) Conf. die Arbeit des Verf. über *Rhus vernicifera* in den Abhandlungen der Senckenberg. naturf. Ges. Bd. 20, Heft 2, p. 233.

äusseren Krümmung liegenden Längsriss. Das plötzliche Oeffnen der Blüthe, Sichstrecken des Staubfadens und Ausschleudern des Pollens ist auch bekannt, ebenso dass die Streckung der vier Staubfäden nicht gleichzeitig zu erfolgen pflegt; zu bemerken ist nur, dass die scharfen Falten, welche auf der Innenseite des anfangs stark gekrümmten Staubfadens zu sehen sind, auch nach der Streckung noch deutlich erhalten bleiben, wie es in Kerner's Pflanzenleben (1. Aufl., Bd. II, p. 135) ganz richtig abgebildet wird. Die Anthere kippt bei der Streckung vollständig um; in der Knospenlage ist der Connectivfortsatz nach innen, die Wölbung nach aussen gerichtet, nach der Streckung sieht der Connectivfortsatz nach aussen, die Wölbung nach innen und oben, somit ist

Fig. III.



1. Staubgefäss einer noch nicht ausgewachsenen männlichen Blüthe von vorn. 2. Dasselbe von der Seite. 3. Dasselbe von hinten. 4. Staubgefäss in einer reifen, aber noch ungeöffneten Blüthe, mit eingebogenem Staubfaden. 5. Staubgefäss nach Oeffnung der Blüthe und Streckung des Staubfadens. 6. Pollenkörner.

aber der in der Knospenlage nach unten gerichtete Theil der Anthere auch nach der Streckung wieder nach unten gerichtet (Fig. III, 5).

Die Pollenkörner, welche schon H. v. Mohl[1]) beschrieben hat, sind ellipsoidisch und haben einen Durchmesser von etwa 10 : 15 μ; ihre Membran ist glatt und an den Polen des grossen Durchmessers stark verdickt, wodurch die von Mohl erwähnten „deux grandes papilles“ entstehen; häufig ist aber die Gestalt etwas unregelmässig und sind die Verdickungsstellen der Membran etwas zur Seite verschoben (Fig. III, 6).

Zwischen den männlichen Blüthen stehen kleine schuppenförmige Blätter, die aber nicht mit Bestimmtheit als Bracteen bezeichnet werden können, wenn man darunter wirkliche Tragblätter der Blüthen versteht. Sie stehen nämlich nicht regelmässig unter den einzelnen Blüthen, sondern ziemlich regellos dazwischen,

1) Sur la structure et les formes des graines de Pollen. Cap. IV (Ann. scienc. natur. Ser. II, T. 3, 1835, p. 304—346), p. 313: *Broussonetia papyrifera.*



sodass auch manchmal zwei Schuppenblätter dicht nebeneinander stehen, ohne Blüthen in den Achseln; besonders am Grunde des Kätzchens findet man die Schuppen zahlreicher als die Blüthen. Die Schuppen haben eine lancettförmige Gestalt, unten sind sie in eine stielartige Ansatzstelle verschmälert, oben in eine dünne, am reifen Kätzchen gebräunte Spitze ausgezogen. Das Gewebe besteht nur aus wenigen Zellenlagen, in der Mitte verläuft der Länge nach ein unverzweigtes Gefässbündel. Ausserdem sind sie dicht mit langen einzelligen Borstenhaaren besetzt (Fig. II, 7). Tritt nun auch hier die Blattnatur dieser Gebilde schon in ihrer Gestalt sehr deutlich zu Tage, so haben wir sie doch wohl als Analoga der eigenthümlichen Zapfen, welche in der weiblichen Inflorescenz zwischen den Blüthen stehen, aufzufassen, wie besonders aus der Vergleichung der Jugendzustände hervorgeht, indem sie hier in beiden Fällen als zapfen- oder lappenförmige, an der Spitze mit Haaren besetzte Gebilde erscheinen, welche dünner aber länger als die Blüthenanlage sind und desshalb über diese hervorragen (vergl. Fig. II, 1, und IV, 3). Wir werden auf diesen Punkt noch zurückkommen.

Die männlichen Kätzchen stehen zu mehreren, etwa 3—5 am Grunde der neuen Triebe, welche oben die Laubblätter entwickeln. Sie erreichen eine Länge von 5–6 cm; nicht selten sind sie etwas verzweigt, indem die Achse des Kätzchens einen kurzen Seitenspross treibt[1]).

Die Entwickelung der weiblichen Inflorescenz ist von Baillon ziemlich eingehend beschrieben und in den Figuren 13—22 seiner Tafel (l. c.) dargestellt worden, aber meine Untersuchungen können seine Angaben nicht in allen Punkten bestätigen. Um die jüngsten Zustände, in denen die Inflorescenz einen halbkugeligen Höcker ohne Blüthenanlagen bildet, zu finden, muss man die Knospen im Herbst wohl noch vor der Zeit der Fruchtreife untersuchen. Der jüngste von mir beobachtete Zustand in einer 1,5 mm langen, am 15. September 1899 abgeschnittenen Knospe entspricht der Fig. 16 auf Baillon's Tafel: es erscheinen auf dem oberen Theile der fast

1) Penzig (Miscellanea teratologica in: Memorie del Reale Istituto Lombardo di scienze e lettere. Vol. XV, fasc. III, 1884, p. 194) beschreibt von einem Exemplar in Modena verzweigte Inflorescenzen, die theilweise scheinbar dicho- oder trichotomisch getheilt waren, theilweise im mittleren oder unteren Theil der Achse ein oder mehrere Seitenzweige gebildet hatten; häufig war dabei die Hauptachse verbreitert und vergrössert, wie bei einer Fasciation; die Blüthen selbst waren normal.

kugeligen Inflorescenzachse die jungen Blüthen als etwa halbkugelige Vorwölbungen; die ganze Anlage ist etwa 300 μ hoch. Die Höckerbildung geht dann auch auf den unteren Theil über, wie auch schon an den zu gleicher Zeit abgeschnittenen Knospen zu sehen ist. Nach Baillon ist die weitere Entwickelung sehr einfach: die Anlagen der einzelnen Blüthen stossen nicht aneinander; die Zwischenräume werden später durch jüngere Blüthenanlagen ausgefüllt, mit denen sich jede der ersteren wie mit einem Kranz umgiebt. Jede ältere Blüthe wäre also das Centrum einer kleinen Cyme; sie entwickelt sich vollständig und giebt eine Frucht,

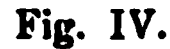
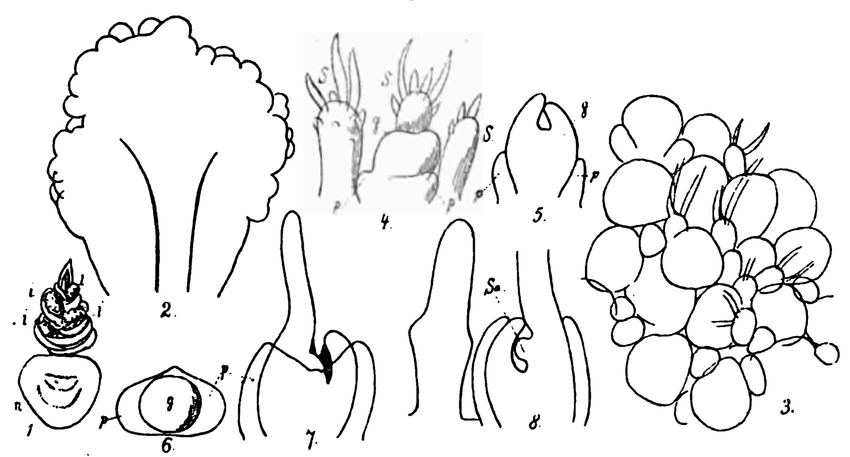


Fig. IV.



1. Geöffnete Winterknospe über der Narbe *n* eines Blattes mit vier weiblichen Inflorescenzen *i*. 2. Längsschnitt einer jungen weiblichen Inflorescenz. 3. Ein Theil einer etwas älteren Inflorescenzanlage von oben gesehen, die jungen Schuppen sind durch die darauf stehenden Haare kenntlich. 4. Anlage einer weiblichen Blüthe zwischen drei Schuppen *S*, *p* Perigon, *g* Fruchtknoten. 5. Weiter entwickelte Blüthenanlage im Längsschnitt. 6. Junge weibliche Blüthenanlage von oben. 7. Junge weibliche Blüthe. 8. Dieselbe etwas älter mit Anlage der Samenknospe *Sa*; an den Schuppen sind die Haare nicht mitgezeichnet.

während die jüngeren Blüthen im Allgemeinen abortiren und zu den langen sterilen Schuppen werden. Gegen diese Darstellung ist einzuwenden, dass eine solche Regelmässigkeit in der weiteren Entwickelung nicht zu constatiren ist und dass uns nichts berechtigt, die Schuppenanlagen mit den Anlagen später abortirender Blüthen zu identificiren. Ich habe die Entwickelung in diesem Frühjahr von Anfang April an, also vor dem Austreiben der Bäume, in gewissen Zwischenräumen verfolgt. Die 2—3 mm langen Winter-

knospen enthalten drei oder vier Inflorescenzanlagen, von denen die unterste manchmal rudimentär zu sein scheint (Fig. IV, 1). Die einzelne Inflorescenz ist 0,4—0,6 mm lang und zeigt schon deutlich den Unterschied zwischen Stiel und Köpfchen; letzteres ist etwas in die Länge gestreckt und mit Blüthenanlagen bedeckt. Im Längsschnitt erscheinen die Vorwölbungen sehr ungleich, grössere und kleinere, theilweise ihrerseits wieder auf etwas vorgewölbten Theilen stehend, wie es Fig. IV, 2 zeigt. Die Anlagen der Blüthen und der Schuppen lassen sich hier noch nicht mit Sicherheit unterscheiden, aber schon in einem nur wenig weiterentwickelten Stadium ist dies möglich, indem hier zwischen grösseren kahlen Buckeln kleinere schlankere Auftreibungen mit Haaren auf der Spitze sichtbar sind (Fig. IV, 3); erstere werden zu Blüthen, letztere zu Schuppen, die also in grösserer Anzahl als die ersteren angelegt werden und schon deshalb sicher nicht als Bracteen zu deuten sind, aber auch gar keine Anzeichen dafür haben, dass sie nun rudimentäre Blüthen sind; es sind sozusagen Organe sui generis, die aber wohl den Modificationen des Blattes zuzuzählen sind. Nur ihre biologische Bedeutung ist einleuchtend: es sind Schutzorgane für die Blüthen und jungen Früchte, darum strecken sie sich sehr bald über dieselben hinaus, verbreitern sich über ihnen und bilden eine zusammenhängende äussere Schicht. Indem sie nachträglich zwischen den Blüthenanlagen entstehen, sind sie schmäler als diese und bleiben es auch in ihrem unteren Theile, dafür wachsen sie um so stärker in die Länge als die Blüthen, welche nur zur Zeit der Befruchtung ihre Griffel so stark verlängern, dass diese auch weit über die Schuppen hervorragen. Ueber die Anlage der Blüthen können wir also feststellen, dass die ersten am Scheitel des Inflorescenzhöckers entstehen, die folgenden in basipetaler Richtung; nicht ausgeschlossen ist es, dass sich später bei der Streckung des Blüthenbodens neue Blüthenanlagen auf vorgewölbten Theilen des letzteren zwischen die vorhandenen einschieben, wie man aus der Fig. IV, 2 entnehmen kann. Doch ist dieser Punkt von untergeordneter Bedeutung. In der weiteren Entwickelung der Einzelblüthe tritt nun zunächst eine ringförmige Hervorwölbung etwas unterhalb der Mitte ihrer Höhe auf, die zu einem Ringwall von ungleicher Dicke an den verschiedenen Stellen seines Umfanges wird (Fig. IV, 3). Baillon stellt die Sache so dar, als ob regelmässig drei stärker verdickte Stellen an diesem Ringwall vorhanden wären und bezeichnet sie

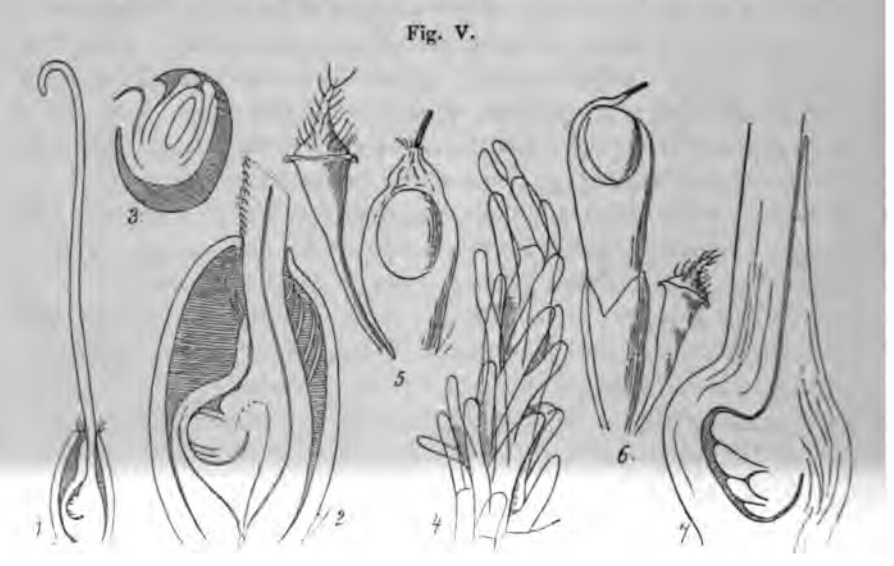
als die Anlagen von drei Sepalen; mir dagegen scheint es mehr, als ob sich die Verbreiterung des Ringwalles nach den gegebenen Raumverhältnissen richtete und er da immer am schmalsten ist, wo die dicht stehenden Blüthenknospen am wenigsten Raum zwischen sich lassen (Fig. IV, 6); dadurch ergiebt sich von selbst, dass er an zwei oder drei Stellen dicker wird, aber es ist kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass drei Perigonblätter angelegt würden, denn in einem weiter vorgeschrittenen Stadium ist schon nichts mehr von gesonderten Perigonblättern zu erkennen, und später wird das Perigon einfach schlauchförmig. Wichtig aber ist, was Baillon nicht erkannt hat, dass schon frühzeitig an dem Fruchtknoten die Andeutung seiner Bildung aus zwei Fruchtblättern durch die Ausbildung eines rudimentären Griffelastes neben dem verlängerten, später allein empfängnissfähigen zu beobachten ist und dass der erstere lange Zeit erhalten bleibt. Ferner ist hervorzuheben, dass keine Spur von der Anlage von Staubgefässen zu bemerken ist und zwar im Gegensatz einerseits zu den männlichen Blüthen derselben Art, wo wenigstens in der Anlage beide Geschlechter vorhanden sind, andererseits zu den weiblichen Blüthen der verwandten *Morus*, wo, wie schon erwähnt, vier verhältnissmässig grosse Höcker die rudimentären Staubgefässe in der jungen Blüthenknospe repräsentiren.

Nachdem sich in oben angegebener Weise die Anlage des Perigons gebildet hat, verbreitert sich der Scheitel des Blüthenhöckers und wächst dann an seinem Umfange stärker empor als in der Mitte, sodass hier eine kleine Höhlung entsteht (Fig. IV, 5). Dann erhebt sich der Rand an zwei gegenüberliegenden Stellen etwas stärker und auf der einen Seite wächst er in einen cylindrischen Fortsatz aus, der sich zum Griffel verlängert, während auf der anderen Seite nur ein ganz kurzer Griffelast gebildet wird (Fig. IV, 7). Unter dem ersteren wölbt sich nun die Innenfläche der Höhlung höckerartig vor und dies ist die Anlage der einzigen Samenknospe (Fig. IV, 8). Unterdessen ist das Perigon an dem jungen Fruchtknoten in die Höhe gewachsen, wie ein Integument um den Knospenkern der Samenknospe, und hat in diesem Stadium ungefähr die Höhe des Griffelansatzes erreicht. An den Schuppen lässt sich jetzt schon die zukünftige Gestalt erkennen, dass sie nämlich nach oben und unten verschmälert sind und da, wo sie am dicksten sind, ringsum eine vorspringende schmale Leiste ausbilden und dass sich schliesslich der obere schlank-kegelförmige

Theil mit zahlreichen Borsten- und Köpfchenhaaren bedeckt. Es sind somit alle Organe der weiblichen Inflorescenz differenzirt und ihre weitere Ausbildung ist leicht zu verstehen, wenn wir jetzt ihr Aussehen zur Zeit der Bestäubung beschreiben.

Das Köpfchen ist ungefähr 1 cm im Durchmesser gross und sitzt auf einem ebenso langen Stiel. Aus jenem ragen die zahlreichen Narben auch ca. 1 cm lang heraus; sie sind von röthlicher Farbe, während das Köpfchen selbst graugrün aussieht, weil die vielen

Fig. V.



1. Weibliche Blüthe zur Bestäubungszeit im Längsschnitt, um die Länge des Griffels zu zeigen. 2. Dieselbe in einem ähnlichen Stadium, stärker vergrössert. 3. Befruchtungsreife Samenknospe in der Fruchtknotenhöhle, Längsschnitt. 4. Ende des Griffels mit den Narbenpapillen. 5. Fast reife Frucht, noch vom Perigon umhüllt, aus dem der Rest des Griffels hervorsieht, links daneben eine Schuppe. 6 Frucht nach der Streckung, rechts daneben eine schon etwas vertrocknete Schuppe. (5. und 6. bei gleicher Vergrösserung). 7. Längsschnitt durch den Fruchtknoten von *Maclura aurantiaca*.

Haare auf den Schuppen deren grüne Farbe nur durchscheinen lassen. Die Schuppen sind ca. 2–3 mm lang und der obere Theil dabei fast gerade so hoch wie der untere. Das Perigon umschliesst den unteren Theil des Fruchtknotens, während es im oberen Theil einen weiteren Mantel bildet und seine Mündung sich wieder um den unteren Theil des verlängerten Griffels zusammenzieht, sodass der kürzere Griffel ganz im Perigon eingeschlossen ist: an der Mündung ist es mit langen Borstenhaaren besetzt (Fig. V, 1, 2). Es endet noch unterhalb der verbreiterten Stelle der Schuppen.



Der rudimentäre Griffel schmiegt sich spitz endigend dem unteren Theile des verlängerten Griffels an, sodass der Eingang in die Fruchtknotenhöhle ganz geschlossen ist. Der hervorragende Griffel ist von unten an auf seiner inneren Seite mit Papillen bedeckt, während er auf der äusseren unten glatt ist und nur einzelne längere Haare trägt, erst weiter oben stehen die Papillen ringsum, er endigt in eine von den Papillen gebildete Spitze (Fig. V, 4) und so kann wohl der ganze zwischen den Schuppen herausragende Theil des Griffels als Narbe bezeichnet werden. Die Fruchtknotenhöhle wird grösstentheils von der Samenknospe ausgefüllt, die mit einem kurzen Funiculus am oberen Rande angefügt, sich erst abwärts und dann wieder aufwärts wendet, sodass ihre Längsachse schräg aufwärts gerichtet ist, während sich das in den Funiculus eintretende Gefässbündel hier in einem scharfen Bogen nach abwärts zur Chalaza krümmt. Das innere Integument bildet über dem Scheitel der Samenknospe einen verdickten Rand und lässt eine ziemlich weite Mikropyle frei; das äussere, nur auf der äusseren Seite gut ausgebildete Integument ist sehr viel kürzer. Der grosse langgezogene Embryosack erstreckt sich bis zu der Ansatzstelle des inneren Integumentes (Fig. V, 3). Die Wandung des Fruchtknotens besteht an den dünnsten Stellen aus mindestens vier Schichten[1]).

Nach der Bestäubung vertrocknen die langen Narben und fallen ab, sodass nur noch ein kurzes gebräuntes Stück des Griffels aus dem Perigon hervorsieht. Das Fruchtköpfchen vergrössert

---

1) Zur Vergleichung habe ich auch eine weibliche Inflorescenz von *Maclura aurantiaca* untersucht. Sie stammt aus dem Park eines Frankfurter Privatmanns, wo der Baum 1898 auch seine kopfgrossen Früchte gereift hat. Die weiblichen Blüthen stehen in ganz ähnlichen Köpfchen wie bei *Broussonetia*, dieselben sind zur Blüthezeit 1,5—1,8 cm dick und sitzen auf einem ebenso langen Stiel. Die ganze Oberfläche ist von Blüthen dicht bedeckt, Schuppen zwischen den Blüthen, wie sie für *Broussonetia* charakteristisch sind, fehlen hier gänzlich; dafür ist das Perigon stark entwickelt und seine vier schlank keulenförmigen Theile übernehmen hier die Function des Schutzes für den Fruchtknoten. Derselbe geht in zwei Griffel aus, die gleich stark entwickelt sein können; häufiger ist, wie bei *Broussonetia*, der eine Griffel rudimentär. Dann pflegt aber die Anheftung der Samenknospe unter diesem sich zu finden. Die Samenknospe selbst ist dadurch ausgezeichnet, dass sowohl das innere Integument über dem Scheitel des Knospenkerns als auch der obere Theil des äusseren Integumentes einen dicken Wulst bildet: sonst ist sie in ihrer Gestalt und Lage derjenigen von *Broussonetia* ähnlich (Fig. V, 7). Auf die ganz andere Entwickelung der Frucht braucht hier nicht eingegangen zu werden.

sich bis etwa zu dem Durchmesser von $1^1/_2$ cm und es reifen allmählich die Einzelfrüchte heran, bis Ende August oder Anfang September (an dem beobachteten Exemplare) das Stadium eintritt, in dem durch Streckung des Fruchtknotenstieles die rothen Früchtchen aus dem Köpfchen heraustreten[1]). Diese eigenthümliche Erscheinung, mit der der Papiermaulbeerbaum unter allen bei uns häufiger kultivirten Bäumen einzig dasteht, erinnert vielmehr an eine Blüthenentfaltung als an eine Fruchtreifung, bei welch' letzterer wir einen ganz allmählichen Fortschritt zu verfolgen gewohnt sind. So sehen wir doch auch bei dem schwarzen Maulbeerbaum die Früchte allmählich roth, violett und schliesslich ganz dunkel werden, wir sehen viele reife neben ganz unreifen und halbreifen an dem Baume und es dauert lange, bis alle Früchte zur Reife gelangt sind. Die Ausbildung der Früchte bei *Broussonetia* dauert für den grössten Theil etwa 14 Tage und es ist wohl meistens die kühlere und kältere Witterung im September schuld, wenn es sich bis Ende September hinzieht, bis die letzten Früchte abgefallen sind.

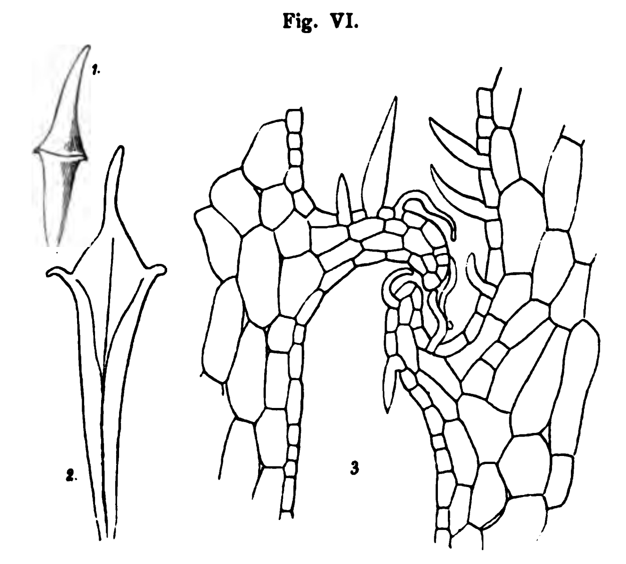
Anfang August sind die Früchte, soweit es die Ausbildung des Samens und den Bau der festen Schale betrifft, schon fertig entwickelt. Sie sind 4—5 mm lang, seitlich abgeplattet, sodass sie von der breiten Seite einen eiförmigen Umriss zeigen, wobei aber die nach unten gerichtete Spitze beträchtlich ausgezogen ist; auf der oberen Rundung sieht man noch die Griffelreste aufsitzen. Das zarte Perigon ist mit dem Fruchtknoten gewachsen und umhüllt ihn vollständig, sodass nur der Rest des verlängerten Griffels durch seine Mündung ragt (Fig. V, 5). Auch die Schuppen haben sich in entsprechender Weise vergrössert, nämlich durch Streckung des

---

1) Eine gute farbige Abbildung der Früchte ist mir nicht bekannt; ich kenne überhaupt nur eine farbige Abbildung, nämlich die im Nouveau Duhamel (Duhamel, Traité des arbres et arbustes que l'on cultive en France. Nouvelle édition. Paris 1804, Tome II, No. 7), und hier ist die rothe Farbe viel zu dunkel und bläulich roth, während ich sie immer heller und mehr ziegelroth gesehen habe. Die colorirte Tafel in Curtis' Botanical Magazine, vol. L, 1823, tab. 2358, zeigt nur blühende Zweige des männlichen und weiblichen Baumes, aber keine Früchte. Die bekannte nicht colorirte Abbildung in Baillon's Histoire des Plantes (Tome VI, p. 145) zeigt die heraustretenden gestielten Früchte so dicht beisammen stehend, dass sie sich gegenseitig berühren, was ich auch nie gesehen habe, vielmehr treten die Früchte einzeln und freistehend aus dem Köpfchen heraus, wie es auch bei Lamarck (Illustratio generum, Tab. 762) und Corréa de Serra (Observations carpologiques in Ann. du Mus. d'hist. nat. Paris 1806, T. 9, Pl. 34) dargestellt ist.

unteren und Verbreiterung des mittleren Theils, während der obere kegelförmige Aufsatz kaum in die Länge wächst, sodass sie eine Gestalt erhalten, wie sie Fig. V, 5 zeigt. Sie sind jetzt ca. 5—6 mm lang und da, wo sie mit den verbreiterten Theilen aneinander stossen, von polygonalem, drei- oder viereckigem Umriss. Wo sie sich hier mit den breiten Seiten berühren, sind sie miteinander noch inniger verbunden dadurch, dass die schon erwähnten jetzt stärker ausgezogenen Ränder sich so umkrümmen, dass die benachbarten ineinander greifen (Fig. VI, 3). An den Ecken aber sind diese Ränder noch in dünne, mit wolligen Haaren besetzte

Fig. VI.



1. Gestalt einer Schuppe zur Zeit der Blüthe. 2. Längsschnitt durch eine Schuppe vor der Fruchtreife. 3. Längsschnitt durch die ineinander greifenden Ränder von zwei benachbarten Schuppen.

Lappen ausgezogen, die hier die Zwischenräume vollständig ausfüllen. Der Körper der Schuppen besteht aus einem lacunösen Parenchymgewebe, und zwar von der Art, dass, besonders im unteren gestreckten Theil, die länglichen Zellen in Längsreihen verbunden sind, die einen bogigen Verlauf haben und dabei streckenweise auseinander weichen. In einzelnen Zellen finden sich kleine Krystalldrusen. Ein Gefässbündel zieht sich in der Längsachse bis nahe an die Spitze und giebt einige Aeste ab, die in spitzem Winkel nach dem Rande des verbreiterten Theiles gehen (Fig. VI, 2). Ausserdem wird das Parenchym von zahlreichen verzweigten Milch-

röhren durchzogen. Die Epidermis trägt verschiedenartige Haarformen, nämlich Drüsenhaare, die aus einem einzelligen Stiele und einem annähernd kugeligen, zweizelligen Köpfchen bestehen, und einzellige Borstenhaare, die wiederum in zwei Formen auftreten, als kurze conische oder als verlängerte, die den Brennhaaren von *Urtica* äusserlich sehr ähnlich sind, manchmal auch wie diese eine hakenförmig umgebogene Spitze haben. Auch Borstenhaare von mittlerer Länge, die also zwischen den beiden letzterwähnten stehen, treten auf. Hierzu kommen noch die ebenfalls einzelligen Wollhaare, die an den vorgezogenen Rändern des mittleren Theiles ansitzen. Der obere Theil der Schuppen ist viel reicher an Haaren als der untere und trägt allein die langen Brennhaar-ähnlichen Borsten. Der untere Theil besitzt nur kurze Borstenhaare und Drüsenhaare. Wenn die Früchte reif sind, bräunt sich der obere Theil der Schuppe und schrumpft etwas zusammen: dadurch können sich dann auch die Früchte leichter zwischen ihnen herausschieben.

Sehen wir uns nun um, wo in der Familie der Moraceen ähnliche Gebilde angetroffen werden, so ergiebt sich bei Zugrundelegung der Bearbeitung von Engler in den „natürlichen Pflanzenfamilien" Folgendes: Bei den *Moreae* wird nichts über das Vorkommen von „Bracteen" in den Inflorescenzen angegeben, bei den *Broussonetieae* finden wir für *Malaisia* die Angabe, dass die weiblichen Blüthen in kleinen Scheinköpfchen stehen, welche von graufilzigen Bracteen bedeckt sind; näheres ist mir über ihre Beschaffenheit nicht bekannt. Für *Broussonetia* wird das charakteristische Vorkommen der Bracteen nicht angegeben. In der Gruppe der *Strebleae* sind bei *Maillardia* die männlichen Blüthen sehr zahlreich, klein und von schildförmigen Hochblättern bedeckt. Unter den *Dorstenieae* können die Randgebilde am Receptaculum, welche „bisweilen sehr stark verlängert linealische, tentakelartige Fransen bilden", mit den Schuppen von *Broussonetia* verglichen werden. Engler nennt sie auch Bracteen. Unter den *Euartocarpeae* werden bei *Cudrania* Blüthenhülle und Bracteen bei der Fruchtreife fleischig und vereinigen sich mit dem Receptaculum zu einer fleischigen Masse; bei *Treculia* sind die Blüthen diöcisch und stehen mit zahlreichen Bracteen auf kugeligen Receptaculis, die am Grunde von zwei Reihen von Bracteen umgeben sind. Die Bracteen bilden zwischen den Blüthen keulen- oder schildförmige Auszweigungen: in den männlichen Blüthenständen ist eine dieser Bracteen grösser als die übrigen, die weiblichen werden zu oft

riesigen Scheinfrüchten, die wesentlich aus dem Receptaculum und den zusammengedrängten Bracteen bestehen, zwischen denen die Früchte mit dem häutigen Perigon eingesenkt sind. (Abbildungen in Annales des sciences naturelles. 3. Serie, T. 8, Pl. 3, Fig. 86—99).

Bei den *Olmedieae* sind die Receptacula eingeschlechtlich und von zahlreichen, dachziegelartigen Bracteen umhüllt, die demnach wie bei *Perebea* und *Castilloa* wohl besser als Involucralblätter angesehen werden. Unter den *Brosimeae* finden wir bei *Brosimum* zwischen den männlichen Blüthen zahlreiche, oft schildförmige „Hochblätter“, die sehr wohl als Analoga der Schuppen von *Broussonetia* gelten können (vergl. Abbildung in Annales d. sc. nat. 3. Ser., T. 8, Pl. 6, Fig. 167), während bei *Lanessania* die Bracteen an den achselständigen Receptaculis, nach der Abbildung zu schliessen, als verkümmerte Involucralblätter aufzufassen sind; das letztere dürfte wohl auch für *Bosquiea* gelten und ebenso für die *Ficeae*: bei der Feige finden sich bekanntlich an der Mündung kleine Blättchen, die den Involucralschuppen eines Compositenköpfchens entsprechen würden, wenn wir uns den Blüthenboden flach statt concav vorstellen. Bei den *Conocephaloideae* endlich wird nichts über das Auftreten von Bracteen gesagt, doch kommen bei *Cecropia*, nach der Abbildung, ganz kleine Schüppchen am Grunde der weiblichen Einzelblüthen vor.

Auch bei den *Urticaceen* treten analoge Gebilde auf, wofür ich nur als Beispiele aus Wedell's Monographie (Archives du Musée d'histoire naturelle, T. IX) anführen will *Procris Cephalida*, bei der die weiblichen Blüthen mit schuppenförmigen Bracteen in Köpfchen stehen, und *Elatostemma*, bei der die weiblichen Inflorescenzen ähnlich gebildet und die Bracteen spatelförmig oder linear sind.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor: 1. dass die zapfenförmigen Gebilde oder Schuppen, welche die oberflächliche Schicht der Frucht von *Broussonetia papyrifera* bilden, ihre Analoga in den sogenannten Bracteen finden, die bei verschiedenen anderen Gattungen der *Moraceen* sowohl in weiblichen als in männlichen Inflorescenzen auftreten; 2. dass sie auch dort ihrer Stellung nach, wenigstens in vielen Fällen, nicht als wirkliche Tragblätter der Blüthen aufzufassen sind; 3. dass auch für die anderen Gattungen keine Belege gegeben sind, dass es sich in den „Bracteen“ um rudimentäre oder metamorphosirte Blüthen handelt, insofern die Uebergänge zwischen beiden fehlen. Will man die in Rede

stehenden Schuppen etwa als metamorphosirte Bracteen deuten, ähnlich wie die Borsten auf dem Blüthenboden der *Cynareae* sich von den Spreublättern ableiten lassen, so fehlt auch hierfür die Nachweisung wirklicher Uebergänge und es spricht der Umstand, dass bei *Broussonetia* die Schuppen nachträglich zwischen den Blüthenanlagen entstehen, dagegen. Trécul[1]) zwar betrachtet die Schuppen in den Inflorescenzen der Artocarpeen als Bracteen, nimmt aber auch keinen besonderen Anstoss daran, dass mehrere um eine einzelne Blüthe entstehen können.

Lassen wir es also noch dahingestellt sein, welche morphologische Bedeutung diesen Schuppen eigentlich zukommt, bis mehr vergleichende entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen vorliegen. Während man diese Frage bisher ganz unberücksichtigt gelassen hat, ist die Natur der Früchte von den verschiedenen Autoren in verschiedener Weise gedeutet worden.

Baillon hat zuerst richtig erkannt, dass die Frucht eine Drupa ist, hat aber die Entwickelung und den Bau der Frucht nicht näher untersucht und in Folge dessen die Herauslösung des Kernes nicht ganz richtig dargestellt. Nach meinen Untersuchungen verhält sich die Sache folgendermassen. Wie schon oben erwähnt, ist die Fruchtknotenwandung am oberen Theile des Fruchtknotens Anfangs vierschichtig. Von diesen vier Schichten bleibt die äusserste ungetheilt und bildet das Exocarp oder die Epidermis, die zweite wird zum Mesocarp, welches auf der vorderen und hinteren Fläche einschichtig bleibt, auf den Nebenseiten aber mehrschichtig wird und unten in das Gewebe des Stieles übergeht. Die beiden innersten Schichten theilen sich niemals tangential und bilden die zwei Lagen der Steinkernschale. An diese legt sich innen die Samenschale fest an, ohne mit ihr zu verwachsen.

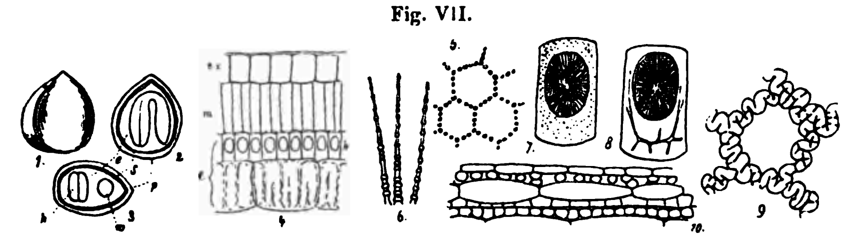
Gegenüber einer echten Drupa, wie wir sie bei der Kirsche oder Pflaume finden, zeigt die Frucht von *Broussonetia* folgende Unterschiede: 1. Das Fleisch ist an den verschiedenen Stellen der Frucht von sehr ungleicher Dicke, 2. seine Zellen strecken sich im basalen Theile kurz vor der Reife plötzlich und bilden den Stiel, auf dem der Kern emporgetragen wird, 3. dieser löst sich,

---

1) Annales des sciences naturelles, 3. Ser., T. 8, p. 51: „Dans toute inflorescence, chaque fleur doit naître à l'aiselle d'une bractée; mais ces bractées se développant ici entre des fleurs ordinairement très rapprochées, serrées les unes contre les autres, ne prennent que peu d'accroissement, ou même ne se développent pas du tout. Il arrive quelquefois, au contraire, qu'il en nâit plusieurs autour de chaque fleur.“

wie weiter unten noch zu erörtern sein wird, spontan von dem übrigen Fruchttheile los und ist dann noch vom Mesocarp, theilweise auch vom Exocarp umgeben. An der reifen Frucht zeigt der rothbraun gefärbte Kern folgende Gestalt: er ist im allgemeinen rundlich, oben zugespitzt und seitlich etwas abgeflacht, auf dem äusseren Theile stossen die Seiten in einer scharfen Kante zusammen, die sich also von der Spitze nach der Basis zieht, auf dem inneren Theile, wo die Anheftungsstelle liegt, werden die Seitenflächen durch einen breiteren von der Spitze nach der Basis verlaufenden, also der scharfen Kante gegenüberliegenden Streifen verbunden (Fig. VII, 1). Dadurch bekommt sowohl der Querschnitt (Fig. VII, 3) als auch der Längsschnitt (Fig. VII, 2) des Kernes eine eiförmige Gestalt mit ziemlich scharfer Spitze. Vor der scharfen Kante und dem gegenüberliegenden Streifen, was wir

Fig. VII.



1. Aus dem Fruchtfleisch herausgelöster Kern. 2. Derselbe längsdurchschnitten. 3. Derselbe querdurchschnitten; *p* Steinschale, *s* Samenschale, *e* Endosperm, *k* Keimblätter, *w* Würzelchen. 4. Querschnitt durch die Fruchtschale des Kernes; *ex* Exocarp, *m* Mesocarp, *e* Endocarp, *k* Krystallschicht. 5. Tangentialer Schnitt durch die Stäbchenschicht. 6. Drei isolirte Stäbchen. 7. Krystallzelle aus der unreifen Frucht. 8. Krystallzelle aus der reifen Frucht. 9. Tangentialer Schnitt durch die innerste Schicht des Endocarps. 10. Querschnitt durch die Samenschale einer noch nicht reifen Frucht.

rechts und links nennen wollen, entwickelt sich nun das Mesocarp wirklich fleischig und besteht aus rundlichen parenchymatischen Zellen mit dünnen Wänden und einem zarten Protoplasmaschlauch, der eine grosse, mit röthlichem Zellsaft erfüllte Vacuole umschliesst, vorn und hinten besteht es aber nur aus einer Schicht von Zellen, der gleich zu besprechenden Stäbchenschicht, die sich auch noch um die rechte und linke Seite herumzieht, auf der basalen Seite des Kernes aber rudimentär wird. An der Grenze zwischen dem dickeren, fleischigen und dem einschichtigen Theile des Mesocarps sieht man, wie sich zunächst eine Zellschicht aus gewöhnlichen parenchymatischen Zellen zwischen das Exocarp und die Stäbchenschicht einschiebt, und wie aus dieser einen dann mehrere Schichten

werden. In jüngeren Früchten, in denen die Stäbchenschicht noch nicht ihre charakteristische Aussbildung erfahren hat, sieht man, dass die betreffenden Theilungen in dieser Schicht erfolgen, dass es also die zweite Schicht von aussen ist, welche auch den fleischigen Theil der Fruchtwand liefert, und darum rechne ich die Stäbchenschicht zum Mesocarp und nicht zum Endocarp.

Hinsichtlich der Histologie der einzelnen Theile ist noch Folgendes zu erwähnen: Die Zellen des Exocarps sind etwas abgeflacht und greifen, wie die Oberhautzellen eines Laub- oder Blüthenblattes, mit zackig-buchtigen Wänden ineinander, ihre Wände sind nur nach aussen etwas stärker verdickt, ihr Inhalt ist auffallend reich an Stärkekörnern. Die Zellen der Stäbchenschicht sind senkrecht gegen die Oberfläche gestreckt, sehr schmal und von polygonalem Querschnitt, fest aneinander schliessend (Fig. VII, 4 *m*). In ihrer Membran verdicken sich nur einzelne, gerade, längs verlaufende linienförmige Stellen, es entstehen also Verdickungsleisten oder Stäbchen, welche ausserdem noch ihrerseits ringförmige Verdickungen in grösseren oder geringeren Abständen tragen, Die Stäbchen sind an dem inneren Ende gewöhnlich etwas breiter als an dem äusseren (Fig. VII, 5, 6). Der Inhalt der Zelle scheint dabei zu schwinden und die unverdickten Stellen der Membran zu verquellen, sodass die Stäbchen allein übrig bleiben, welche mit dem einen Ende am Exocarp, mit dem anderen an dem Endocarp haften, durch eine Verletzung des Schnittes aber auch sehr leicht isolirt werden. Ihre Substanz giebt weder die Reactionen der Cellulose noch die der verholzten Membranen, scheint also aus einer besonderen Modification der Cellulose zu bestehen.

Die Bildung derartiger Zellen ist höchst auffallend und mir wenigstens ist nichts gleiches aus der Histologie der Zelle bekannt. Am deutlichsten zeigt sich die „Stäbchenschicht“ auf der vorderen und hinteren Seite des Kerns, während sie auf dessen rechter und linker Seite aus niedrigeren Zellen besteht.

Die Zellen des Endocarps haben im reifen Zustand der Frucht sehr dicke, gelb gefärbte Wände, die der äusseren und inneren Schicht sind aber ganz verschiedenartig ausgebildet. Die äussere kann als Krystallschicht bezeichnet werden (Fig. VII, 4 *k*). Ihre Zellen sind ebenfalls pallisadenförmig gestreckt und von prismatischer Gestalt. Schon frühzeitig beobachtet man in denselben das Auftreten von Kalkoxalatkrystallen und zwar je eines in einer

Zelle[1]). Diese Krystalle werden zu eigenthümlichen Drusen, die an die sphärokrystallinischen Gebilde, wie sie (ausser bei Cacteen) an der Samenschale von *Elisanthe noctiflora* von Hegelmaier beobachtet worden sind, erinnern[2]). Sie haben ovale Gestalt und sind 18—25 μ lang, im polarisirten Lichte leuchten sie bei gekreuzten Nicols farbig auf, geben aber kein Kreuz, wie die Sphärokrystalle der Cacteen. Diese grossen, eiförmigen Körper liegen fertiggebildet in den Zellen, bevor die Wandverdickung eintritt (Fig. VII, 7). Sie werden dann in die Zellwand und zwar in den nach aussen liegenden Theil, wie bei *Citrus*, eingeschlossen und die Zelle verdickt ihre Wand so stark, dass nur ein unregelmässig-spaltenförmiges Lumen übrig bleibt, das in einzelne nach oben, unten und den Seiten verlaufende Porenkanäle ausgezogen ist (Fig. VII, 8).

Die Zellen der innersten Schicht sind grösser und flacher, sie bekommen, während sich in der vorigen Schicht die Krystalle ausbilden, zackig ineinander gebogene Radialwände, wie die Zellen des Exocarps, nur viel stärker gezackt. Die Membranen verdicken sich sehr stark und zwar zunächst die glatten äusseren, dann auch die inneren und die radialen, gezackten Wände. Dadurch kommt es nun, dass die Zacken sich gegenseitig berühren und, von aussen betrachtet, aussehen, als hätte man in eine dicke Platte aus Wachs abwechselnd von aussen und von innen parallele Riefen gezogen. Im tangentialen Schnitt durch diese Zellenschicht sieht man in den Wänden auch zahlreiche Porenkanäle (Fig. VII, 9). Dadurch, dass die Zellen dieser Schicht abwechselnd etwas höher und niedriger sind bei gleichbleibender Dicke der darüber liegenden Schichten, entstehen regelmässige, kleine, grubige Vertiefungen auf der Oberfläche des Kerns, die aber nur bei Beobachtung mit der Lupe wahrzunehmen sind.

Durch die beschriebene Ausbildung der Zellen des Endocarps erhält dasselbe trotzdem, dass es nur aus zwei Lagen besteht, eine grosse Festigkeit und Sprödigkeit. Einigermassen dünne und wirklich brauchbare Schnitte habe ich nur dadurch erhalten können, dass ich die halbirten Früchte in Stearin einschmolz. Die Samenschale dagegen ist ziemlich dünn und wenig fest; an der reifen

1) Vergl. die analoge Bildung bei der Steinschale von *Rhus vernicifera*, wie ich sie in meiner oben citirten Arbeit über diesen Baum beschrieben habe.

2) Vergl. Berichte der deutschen botan. Gesellsch., 1885, Bd. III, p. 178—182.



Frucht sind die Zellen so stark zusammengedrückt, dass man sie nicht mehr gut erkennen kann, die Samenschale bildet dann eine braune Haut. An unreifen Früchten liessen sich mehrere Schichten aus meistens flachen, grösseren und kleineren Zellen erkennen, wie es Fig. VII, 10 zeigt.

Innerhalb der Samenschale liegt der im Endosperm eingebettete Keimling derartig gekrümmt, dass die Cotyledonen wieder nach aufwärts, der Spitze des Würzelchens zu, gebogen sind. Als Reservestoff ist Aleuron und fettes Oel in grosser Menge aufgespeichert.

Eigenthümlich ist es, dass wiederholte Versuche, die Samen in Töpfen zum Keimen zu bringen, fehlgeschlagen sind. Dagegen erscheinen immer Keimpflänzchen in allerdings nicht sehr grosser Anzahl unter dem weiblichen Baume auf freiem Lande, und zwar gegen Ende Juni, besonders, nachdem ein Regen eingetreten ist. Die Keimpflanze, welche erst vor Kurzem beschrieben worden ist[1]), trägt auf ganz kurzen Stielen zwei nahezu 1 cm lange Keimblättchen, welche ganzrandig, vorn stark abgerundet, nach hinten gegen den Stiel verschmälert und etwa 4 mm breit sind. Zwischen ihnen erscheinen die ersten beiden Blättchen in decussirter Stellung, sie sind eiförmig, vorn zugespitzt und haben einen sägezähnigen Rand (Fig. I, 5). Vom dritten Blatte an stehen die Blätter wechselständig, sie sind dann schon mehr herzförmig und ihr Rand ist mit stärkeren Zähnen versehen. Tiefer eingeschnittene Blätter, wie sie für die aufrechten späteren Triebe charakteristisch sind, habe ich an den Keimpflanzen im ersten Jahre nie beobachtet. Fig. I, 6 zeigt die Blätter eines von oben gesehenen Keimpflänzchens, dessen Cotyledonen und erste drei Blätter bereits abgefallen waren. Die Höhe der am 8. August untersuchten Pflanze über der Erde beträgt 5 cm, ihre nur mit kurzen Seitenwurzeln versehene Hauptwurzel ist 7 cm lang. Die Blätter werden zwar noch etwas grösser, als die in Fig. I, 6 gezeichneten, der Stamm der Keimlingspflanzen wird aber im ersten Jahre kaum höher als 6—7 cm und bleibt dabei einfach, mit einer Endknospe abschliessend.

---

1) F. Ramaley, Seedlings of certain woody plants (Minnesota Botanical Studies, 2. Ser., Pt. II, p. 71—72, Pl. I). Verf. giebt ebenfalls an, dass die beiden ersten Laubblätter opponirt, die folgenden alternirend stehen. Die Anatomie des hypocotylen und epicotylen Sprosstheils ist von demselben Verf. beschrieben in: Comparative anatomy of hypocotyl and epicotyl in woody plants (l. c. p. 94—96, Fig. 4, Pl. V).

Da wir an die Beschreibung der Structur der reifen Frucht sogleich die der Keimung und der Keimpflanze angeschlossen haben, um hier den Zusammenhang nicht zu unterbrechen, so müssen wir noch zwei Punkte nachholen, welche zur äusseren Entwickelung der Frucht gehören, nämlich das Herauswachsen der Einzelfrüchte zwischen den Schuppen oder die Bildung eines Stieles aus dem Mesocarp, worauf die Erscheinung, die man wohl als „Fruchtblüthe“ bezeichnen könnte, beruht, und die darauf folgende Abtrennung des Fruchtkerns.

Was den ersten Punkt betrifft, so erkennt man als Vorzeichen des Heraustretens der Früchte die Entstehung von Sprüngen auf der Oberfläche der kugeligen Inflorescenz, in denen die rothen, jungen Früchte hervorscheinen. Am nächsten Tage beobachtete ich an abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Zweigen die rothen Früchte sich herausschieben und am dritten Tage sind ihre Stiele schon ganz oder fast ganz ausgewachsen. Aber nicht alle Früchtchen eines Köpfchens treten zu gleicher Zeit heraus, sondern während die einen sich bereits hervorschieben, entstehen zwischen ihnen neue Sprünge, in denen die neu sich entwickelnden Früchte liegen. Anatomisch ist eine besondere Zone, in der die Streckung stattfindet, nicht zu bemerken, sondern es verlängern sich alle Zellen in dem unteren Theile des Mesocarps, die ja dünnwandig und parenchymatisch sind. Die Gefässbündel können dieser Dehnung folgen, da alle Holzgefässe mit spiraliger Verdickung versehen sind. Das Perigon betheiligt sich natürlich nicht an der Streckung, sondern wird an der Spitze durchgestossen und bleibt als Volvaähnliche Hülle an der Basis zurück, während der obere Theil des Fruchtknotens mit dem Griffelrest an der Spitze 5—8 mm über die Schuppen hinausragt (Fig. V, 6). Nothwendig für die Streckung des Stieles ist eine genügende Zufuhr von Feuchtigkeit, sodass an abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Zweigen, die nicht mehr genügend Wasser aufnehmen, die Streckung, wenn sie schon begonnen hat, auf halbem Wege stehen bleibt.

Das Abschleudern des Steinkerns, welches von Baillon als eine regelmässige Erscheinung betrachtet wird, habe ich niemals selbst beobachtet, ich habe nur mehrfach an den abgefallenen Früchten, besonders an denen, die zuerst abfielen, gesehen, dass der Steinkern nicht mehr in dem Stiele sass, woraus zu schliesssn, dass er wohl von dem elastischen, fleischigen Theile herausgepresst worden ist. Nach der Schilderung von Baillon (in *Adansonia* l. c.)

ist das fleischige Mesocarp über der vorderen und hinteren Fläche des Steinkerns so dünn, dass es bei der Reife hier zerreisst und vertrocknet und derselbe dann zwischen den dickeren Theilen des Mesocarps auf beiden Seiten wie in den Armen einer Zange sitzt. Durch deren Druck soll er herausgetrieben werden, wie der Kern aus dem Fleisch der Kirsche, wenn man darauf drückt, aber nicht durch äussere Kräfte, sondern spontan. Baillon (l. c. Fig. 21) zeichnet nun die Sache auch so, dass die äussere Schicht auf der breiten Seite des Kerns quer aufgerissen ist und dieser aus derselben hervortritt. Ich kann mir diese Figur nicht erklären, denn abgesehen davon, dass ich niemals einen derartigen Zustand wahrnehmen konnte, kann ein Kern, der aus der äusseren Fruchthülle heraustritt, nur noch mit dem Endocarp versehen sein, während ich an allen Kernen, wenn sie durch einen gelinden mechanischen Druck herausgelöst worden waren, auf beiden Breitseiten noch die Stäbchenschicht und das Exocarp erhalten fand. Die Ablösung kann also nur dadurch erfolgen, dass an den Stellen, wo auf den beiden Seiten und unten sich das fleischige Mesocarp ansetzt, die Epidermis durchrissen wird. Dementsprechend finden wir sie auch auf den seitlichen Kanten des Fruchtkerns nicht mehr, sondern hier ist derselbe nur noch von der Stäbchenschicht über dem Endocarp umkleidet, während das übrige Mesocarp am Stiel zurückbleibt.

Es ist freilich nicht ganz leicht, diesen Vorgang deutlich zu beschreiben und es soll als wesentlich nur hervorgehoben werden, dass der Riss zwischen dem dicken und dünnen Theile des Mesocarps erfolgt, wobei die Epidermis natürlich mit durchgerissen wird, dass sich aber nicht das Endocarp glatt aus dem Mesocarp herauslöst.

Interessanter ist diese Einrichtung, wenn wir sie vom biologischen Gesichtspunkte aus betrachten. Sie scheint mir nämlich insofern einer besonderen Beachtung werth zu sein, weil sie entweder in der Ausbildung oder in der Reduction begriffen und darum biologisch von untergeordneter Bedeutung sein dürfte. Bei der verwandten *Dorstenia* werden ja bekanntlich die Fruchtkerne aus dem Fruchtboden herausgeschnellt und hier ist dieser Vorgang wichtig für die Ausstreuung der Samen, also für die Verbreitung der Pflanze, denn der grüne unscheinbare Fruchtstand ist nicht geeignet, Thiere anzulocken, die zur Verbreitung der Samen beitragen würden, und von den niederen krautigen Pflanzen könnten

auch die Früchte nur in deren unmittelbarer Nähe herausfallen, wenn sie nicht eine besondere Ausstreuungseinrichtung besässen: die Keimlinge würden unter der Mutterpflanze schwerlich heranwachsen können. Bei unserer *Broussonetia* dagegen sollte man gar nicht erwarten, einen Ausstreuungsmechanismus zu finden, da doch die lebhaft gefärbten und fleischigen Früchte offenbar darauf eingerichtet sind, von Thieren, besonders Vögeln, aufgesucht und verbreitet zu werden, ausserdem beim Herabfallen aus der Baumkrone auch über einen verhältnissmässig grossen Raum verstreut werden und hier später die Keimlinge Platz zum Heranwachsen haben. Man könnte sich nun wohl vorstellen, dass der Abschleuderungsmechanismus bei *Broussonetia* noch der Rest eines früheren Zustandes ist, von Vorfahren überkommen, welche einen krautigen Wuchs hatten, und dass er jetzt ersetzt wird durch das Hervorstrecken der Kerne auf lebhaft gefärbten Stielen.

Als Anhang zu der Anatomie der Blüthen und Früchte sei hier noch der Bau der Inflorescenzachsen beschrieben. Der Querschnitt durch den Stiel des männlichen Kätzchens ist nicht kreisrund, sondern etwas von vorn nach hinten zusammengedrückt, entsprechend der zungenförmigen Anlage der ganzen Inflorescenz. Eine ziemlich kleinzellige Epidermis, welche Borsten und Köpfchenhaare trägt, umgiebt eine breite Rinde, innerhalb derer die das verhältnissmässig kleine Mark abgrenzenden Gefässbündel liegen. Rinde und Mark sind rein parenchymatisch, nur im untersten Theil dieser Axe finden sich schwach collenchymatische Verdickungen der Zellwände an den Rindenzellen unter der Epidermis und vor den Phloemtheilen der Gefässbündel. Diese sind in einer Linie angeordnet, die nach aussen flach bogenförmig gewölbt ist, an den Seiten ziemlich scharf umbiegt und auf der Innenseite unregelmässig gebogen ist, im Ganzen annähernd eine Ellipse darstellend. Während auf der äusseren Seite die Bündel dicht nebeneinander liegen, nur durch schmale Markstrahlen unterbrochen, treten auf der inneren Seite einige breitere Unterbrechungen auf und einzelne wenige kleine Bündel sind ganz in das Mark hineingedrängt, also zu sogen. markständigen Bündeln geworden. Milchsaftgefässe begleiten besonders die Gefässbündel auf der Phloemseite, durchziehen aber auch frei und selbstständig Mark und Rinde. Krystalldrusen sind äusserst spärlich und die vorhandenen sind sehr klein.

Auch bei der Achse der weiblichen Inflorescenz oder dem Stiel des Fruchtköpfchens haben wir eine von aussen nach innen zusammengedrückte Querschnittsform, in einigen Fällen finden wir auch einen leistenförmigen Vorsprung auf der einen Seite. Dementsprechend sind die Gefässbündel nicht in einem Kreis, sondern in einer Ellipse angeordnet, und wo eine solche seitliche Leiste an dem Stiele des Fruchtstandes vorhanden ist, bildet die Ellipse an der betreffenden Seite eine bruchsackförmige Ausbuchtung, die sich zu einer besonderen kleinen Gruppe von Bündeln, zu einem kleinen seitlichen Bündelkreis abschnüren kann. Wie bei der Achse des männlichen Kätzchens finden wir eine kleinzellige, mit verschiedenartigen Borsten und Drüsenhaaren besetzte Epidermis, eine breite Rinde und ein enges Mark. Aber entsprechend der verschiedenen Aufgabe, welche die Achsen der rasch abfallenden Kätzchen und die der lange ansitzenden und beträchtlich sich vergrössernden Fruchtköpfchen zu erfüllen haben, ist auch ihr Bau im Uebrigen ein verschiedener. So liegt bei den letzteren unter der Epidermis und einem einschichtigen Hypoderma ein aus meistens zwei Lagen kleiner, rundlicher und dünnwandiger Zellen bestehendes Assimilationsgewebe. Die ganze darunter liegende Rinde ist, wenn auch nur schwach, collenchymatisch verdickt und Gruppen kleinerer, etwas stärker collenchymatisch verdickter Zellen finden sich vor den Phloëmtheilen der Gefässbündel. Diese sind nur durch schmale Markstrahlen von einander getrennt und jeder Xylemtheil enthält eine radiale Reihe von vier bis sechs Holzgefässen. Ausser diesen Bündeln des normalen Ringes aber ist nun noch in dem Mark gewissermassen ein zweiter Bündelkreis vorhanden, dessen Bündel jedoch nur aus Phloëmelementen bestehen und der Holzgefässe entbehren. Diese eigenthümlichen Phloëmbündel ordnen sich mehr oder weniger regelmässig um den schmalen innersten Marktheil an, sodass sie nur durch einen schmalen Ring von Markzellen von den äusseren Gefässbündeln getrennt sind. Milchsaftgefässe sind sowohl in Begleitung der Gefässbündel als auch frei in Mark und Rinde zahlreich vorhanden und, im Gegensatz zu der Achse der männlichen Kätzchen, finden wir hier viele grosse Krystalldrusen, besonders in der Umgebung der Phloëmtheile der Bündel.

Mag nun auch die geschilderte Structur der weiblichen Inflorescenzachsen zum Theil der Zug- oder Tragfestigkeit dienen, wie bei den Axen der männlichen Kätzchen, was besonders durch

die Zusammenziehung der Gefässbündel nach dem Centrum ausgedrückt wird, so kommen doch für die Stiele der Fruchtstände noch besonders Rücksichten auf die Ernährung der Früchte in Betracht: so finden wir die Bahnen für die plastischen Stoffe, also das Phloëm, so stark entwickelt, dass noch markständige Phloëmbündel ausgebildet werden; zudem ist ein besonderes Assimilationsgewebe vorhanden, um die Zufuhr organischer Stoffe noch zu vergrössern, von deren Leitung und Verbrauch jedenfalls auch die grössere Menge des gebildeten Kalkoxalates abhängig ist. Müssen wir nun auch umsomehr annehmen, dass in dem Auftreten markständiger Bündel Anpassungen an die Tragfähigkeit — bei den männlichen Kätzchen — oder an die Ernährung — bei den Fruchtstielen — zu sehen sind, als in den vegetativen Trieben von *Broussonetia papyrifera* markständige Bündel nicht vorkommen, so überrascht es um so mehr, dass bei *Maclura aurantiaca*, deren Früchte im Verhältniss zu denen von *Broussonetia* colossal erscheinen, keine markständigen Bündel in den Achsen der weiblichen Inflorescenz vorhanden sind, sondern diese einen ganz normalen Bau zeigen. Dagegen haben Pfitzer und Meyer[1]) in den Stielen der Fruchtstände von *Artocarpus integrifolia* einen stark vom normalen abweichenden Bau mit mehreren in sich geschlossenen Gefässbündelkreisen gefunden.

Auf die Anatomie der Vegetationsorgane gehe ich nicht ein, obgleich bei der praktischen Verwendung der Rinde des Baumes eine genauere Kenntniss derselben ganz erwünscht wäre. Einiges darüber hat J. Möller in seiner „Anatomie der Baumrinden" (Berlin 1882) mitgetheilt; derselbe hat auch den Bau des Holzes von *Broussonetia* in seinen „Beiträgen zur vergleichenden Anatomie des Holzes" (Wiener Denkschriften, Bd. 36, 1876) berücksichtigt, während die Thyllenbildung von Molisch behandelt wird (Wiener Sitzungsberichte, 97, I, 1888). Ferner hat Schmalhausen in seinen „Beiträgen zur Kenntniss der Milchsaftbehälter der Pflanzen" (Mémoires de l'Académie de St. Petersbourg, VII, 24, 1877) auch *Broussonetia* untersucht und Richter die Cystolithen im Blatt dieser Pflanze (Wiener Sitzungsberichte, Bd. 76, I, 1877) beschrieben und abgebildet[2]). Mit diesen kurzen Hinweisungen

1) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 1896, Bd. 14, p. 52—53.

2) Diese Arbeit war von mir übersehen worden, als ich in meinem „Beitrag zur Anatomie der *Ficus*-Blätter" (Bericht d. Senckenberg. naturf. Gesellschaft in

[illegible] [illegible] nicht [illegible] der Anatomie der Vegetationsorgane [illegible] [illegible] [illegible] die Literatur nicht voll-ständig angegeben [illegible]. Die [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] auf den Blüthen und Früchten der Papaveraceen [illegible] [illegible].

[illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible]

Ueber Geotropismus.

Von

F. Noll.

Einleitung.

Im 2. Hefte des 32. Bandes dieser Zeitschrift hat Czapeck „Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen" veröffentlicht, die sich vielfach mit denselben Fragen beschäftigen, welche ich früher in meiner „Heterogenen Induction" [1]) erörtert habe.

Da Czapeck die physiologischen Befunde und Thatsachen anders auslegt und meine früher gewonnenen Ergebnisse bekämpft, so möchte ich im Folgenden zeigen, dass seine Einwände gegen meine Auffassung in keinem Punkte zutreffen und seine an deren Stelle gesetzten Hypothesen mit den Thatsachen nicht in Einklang zu bringen sind. Die Diskussion über die wesentlichsten Differenzpunkte weist uns, z. Th. an der Hand neuer Experimente, einerseits auf eine erneute kritische Beurtheilung der mannigfaltigen geotropischen Reactionen, andererseits auf eine eingehende Analyse der diesen zu Grunde liegenden und sie bedingenden Verhältnisse hin.

Ich bin darauf gefasst, dass man das erneute Eingehen auch auf die Frage nach jenen unbekannten Einrichtungen vielfach mit denselben befremdlichen Gefühlen aufnehmen wird, welchen meine erstgenannte Arbeit sowohl wie auch die Czapek'sche Abhandlung in Besprechungen begegnet ist. Die Analyse der in Betracht kommenden Reizerscheinungen muss nämlich die Grenze des unmittelbar Wahrnehmbaren schliesslich überschreiten und sich Verhältnissen zuwenden, die, unseren äusseren Sinnen un-

1) Ueber heterogene Induction. Versuch eines Beitrags zur Kenntniss der Reizerscheinungen. Leipzig. W. Engelmann, 1892.

zugänglich, nur logisch in bestimmten Eigenschaften erschlossen werden können.

Wenn man demgegenüber zunächst eine weitere Befriedigung des Bedürfnisses nach neuen Thatsachen in der experimentellen Forschung geltend gemacht hat, so möchte ich darauf hinweisen, dass es in Czapek's wie in meinen Arbeiten auch an diesen nicht fehlt und dass jede, den noch unbekannten Zusammenhang irgendwie in einer zugänglichen Vorstellung wiedergebende Hypothese neue Thatsachen schon in sich schliesst, indem sie solche vorauszusehen und abzuleiten gestattet. Die Thatsachen auf dem hier in Betracht kommenden Gebiete sind aber einerseits schon so zahlreich, andererseits so verwirrend in ihrer Mannigfaltigkeit, dass ein Suchen nach einem ruhenden Pol in der Erscheinungen Flucht nicht mehr als ganz verfrüht anzusehen ist.

Es kann auch nicht die Aufgabe irgend einer Naturwissenschaft sein, an der Schwelle des zufällig Wahrnehmbaren Halt zu machen und jeden auf empirischer Basis möglichen Versuch, darüber hinaus vorzudringen, principiell abzuweisen[1]). Es ist ja historisch verständlich, dass sich die botanische Wissenschaft in dieser Beziehung jetzt vorsichtig zurückhält, nachdem die geistreichen Speculationen eines Nägeli, welche einst im Vordergrunde des Interesses standen, durch blosse gründlichere empirische Beobachtungen zum Theil gegenstandslos geworden waren. Merkwürdig bleibt aber bei der augenblicklichen einseitigen Neigung für das unmittelbar Wahrnehmbare, Greifbare der Erscheinungen, dass mit den Voraussetzungen und Annahmen der Selectionshypothese sehr häufig wie mit ausgemachten und beobachteten Thatsachen gerechnet wird, obwohl hier die empirischen Grundlagen, auf die man sich berufen könnte, oft noch viel mangelhafter sind, als auf dem Gebiete mikroskopischer und physiologisch-experimenteller Forschung. Die fruchtbringenden physikalischen und chemischen Hypothesen zeigen aber, welchen Werth theoretische bezw. hypothetische Vorstellungen, die über das Sichtbare hinausgehen, nur logisch aus den Thatsachen abgeleitet sind, für eine Wissenschaft in [illegible] Selbst die [illegible] aller Wissenschaften, die Mathematik, [illegible] nothwendig mit Begriffen und Vorstellungen, die noch kein Sterblicher sinnlich wahrgenommen hat, sie zieht

1) Vergl. [illegible] Ausführungen von Reinke, Abh. üb. Flechten III. [illegible] Bd. XXVIII, 1895.

sogar imaginäre, gar nicht vorstellbare Begriffe mit Erfolg in den Kreis ihrer Forschungen. Die Hilfsmittel, die man diesen rechnerisch zugänglichen exacten Wissenschaften zugesteht, wird man aber den biologischen auch einräumen müssen, wobei man sich freuen muss, aus den Beziehungen der geheimnissvollen Plasmastructuren zu äusseren, nach physikalischer Beschaffenheit und räumlicher Wirkungsweise bekannten Reizen, überhaupt wenigstens gewisse Hinweise auf maassgebende Differenzirungen und Structureigenschaften des lebendigen Plasmas ableiten zu können.

Auch solche theoretischen Ableitungen können auf wissenschaftlichen Werth Anspruch machen, sobald sie den Thatsachen Rechnung tragen, auf logische Schlussfolgerungen daraus gegründet bleiben und somit die bekannten Thatsachen als einleuchtende Folge der hypothetischen Vorstellung erkennen und noch unbekannte unter bestimmten Umständen voraussehen lassen.

Stimmen meine und Czapek's Bemühungen in diesem Punkte überein, so seien im Folgenden die wesentlichen Differenzpunkte, die uns im Einzelnen trennen, einer kritischen Betrachtung unterzogen.

I. Zur Klinostatentheorie.

In der Beurtheilung der Erfolge, welche am Klinostaten eintreten, stehen unsere Auffassungen auf einem völlig entgegengesetzten Standpunkte, dem nicht nur eine theoretische Bedeutung zukommt, sondern der, bei der Wichtigkeit dieser häufig angewandten Untersuchungsmethode zur Entscheidung principiell wichtiger Erkenntnisse, weitreichende Consequenzen nach sich zieht.

Gegenüber der allgemeiner angenommenen Auffassung, dass am Klinostat die geotropischen Wirkungen überhaupt ausgeschaltet würden, hatte ich die Ueberzeugung gewonnen[1]), dass der Klinostat die einseitige Wirkung der Schwerkraft nur in eine allseitige verwandle, ohne sie ganz auszuschliessen.

Wohl ist die Zeit, während welcher eine bestimmte Flanke erdwärts gerichtet bleibt, bei gut geregeltem Gang des Werkes zu kurz, um eine Reaction auszulösen. Ich habe aber hervorgehoben, dass es sich am Klinostat bei fortgesetzter Drehung um regelmässig

1) Het. Ind., p. 12 u. 35.

wiederholte, d. h. um intermittirende Reize handelt, deren Wirkungen sich bekanntermassen summiren und so doch zum Ausdruck kommen müssen. Radiäre Pflanzentheile mit allseitig gleicher Reactionsfähigkeit werden unter diesen Umständen natürlich keine Krümmung erfahren. Ist die geotropische Förderung des Wachsthums auf der einen Seite und die geotropische Hemmung der antagonistischen Flanke gleich gross, so werden sich beide im Effect aufheben und das Gesammtwachsthum wird bei der Klinostatendrehung keine Aenderung erfahren. Ist die einseitige Wachsthumsförderung grösser als die Hemmung der Gegenseite, dann müsste ein geringes allseitig gesteigertes Wachsthum die Folge sein — und umgekehrt. Nach den Messungen von Elfving und Schwarz[1]) wird das geradlinige Wachsthum orthrotroper Organe auf dem Klinostat nicht wesentlich verändert und so können wir hieraus kein Kriterium zur Entscheidung darüber ableiten, ob hier überhaupt kein geotropischer Effect erzielt wird, oder ob die thatsächlich eintretenden antagonistischen Wirkungen sich aufheben. Da kommt uns aber das geotropische Verhalten der Grashalmknoten ausschlaggebend zu Hilfe. Die geotropischen Krümmungen dieser Blattpolster kommen nicht durch antagonistische Hemmung bei einseitiger Förderung eines gegebenen geradlinigen Wachsthums zu Stande, sondern lediglich durch eine einseitige Auslösung von Längenwachsthum auf der erdwärts gerichteten Flanke. Kommen auf dem Klinostaten intermittirende Reize und deren Nachwirkungen zur Geltung, so muss ein in der Horizontalstellung langsam rotirender Grashalmknoten allseitig zu wachsen anfangen. Kommt es hingegen auf dem Klinostat überhaupt zu keinem geotropischen Effecte, so müsste der Grasknoten dies durch seinen Wachsthumsstillstand anzeigen und beweisen. Versuche von Elfving[2]) haben nun gezeigt, dass bei diesen Objecten in der That auf dem Klinostaten ein allseitiges Wachsthum anhebt. Damit ist entschieden, dass geotropische Impulse unter den gegebenen Umständen thatsächlich und zwar allseitig zur Wirkung kommen.

---

1) Elfving, Beitrag zur Kenntniss der Einwirkung der Schwerkraft etc. Acta. Soc. Scient. Fennic., Bd. XII, 1880. — Fr. Schwarz, Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum etc. Untersuchungen aus d. Botan. Institut Tübingen. Bd. I, 1881.

2) Elfving, Öfversigt af Finska vetenskap Soc. Förhandlingar, 1884, Bd. XXVI, p. 107.

In dem gleichen Sinne sprechen Beobachtungen von Fr. Darwin an Kürbiskeimlingen für eine allseitige Schwerkraftswirkung am Klinostat[1]).

Unter diesen Verhältnissen wird man von Pflanzenorganen mit nicht allseitig gleicher Reactionsfähigkeit am Klinostat keinen Ausschluss geotropischer Krümmungen erwarten dürfen. In der That zeigen dorsiventrale Blätter und dorsiventrale Blüthen auf dem Klinostat fast stets sehr ausgesprochene Krümmungen, die man früher ausnahmslos für epinastische gehalten hatte. Mit Hilfe einer neuen unzweideutigen Untersuchungsmethode, die sich aus theoretisch abgeleiteten Verhältnissen ergeben hatte[2]), gelang mir aber hier der Nachweis, dass die scheinbar epinastischen Krümmungen von *Aconitum*-Blüthenstielen auf dem Klinostat rein geotropisch sind, während bei *Dictamnus* und *Delphinium* daneben, und auf andere Stielregionen vertheilt, wirkliche Epinastie sich nachweisen liess.

Ganz anders stellt sich Czapek zu dieser Frage. Er behauptet in dem Abschnitt „Zur Klinostatentheorie", dass jede geotropische Reaction am Klinostaten unterbleibt, falls die Drehungsdauer so gewählt wird, dass ein Rotationsquadrant in einer kleineren Zeit durchlaufen wird als die „Präsentationszeit"[3]), die er zu 15—20 Minuten angiebt, beträgt; dann habe die Pflanze eben keine Zeit, den geotropischen Reiz zu percipiren.

Für die Dauer der ersten Drehung der Klinostatenachse mag das schon gelten, auch wenn man den Czapek'schen Begriff der Präsentationszeit und seine Voraussetzung einer fehlenden Perception während derselben nicht ohne Weiteres annehmen kann[4]).

---

1) Darwin u. Acton, Physiol. of Plants. Die hier erwähnten Befunde Darwin's kann ich nach eigenen Beobachtungen bestätigen, muss jedoch hinzufügen, dass nicht alle *Cucurbita*-Keimlinge sich so verhalten. Ueber die Abhängigkeit der Entstehung des hypokotylen Wulstes von äusseren und inneren Einflüssen werde ich demnächst ausführlicher berichten.

2) Flora 1893, p. 361.

3) Die Präsentationszeit ist die „minimale Reizungsdauer, welche eben noch zur Perception des Reizes führt".

4) Dass man aus einer ausbleibenden Reaction, nach der Czapek die statt-gehabte Perception beurtheilt, nicht kurzer Hand auf mangelnde Perception eines Reizes schliessen darf, und dass auch Perceptionen als solche sich vor der Auslösung der Reaction accumuliren können, ist eine Erfahrung, die sich unschwer subjectiv am eigenen Körper und an den verschiedensten Beispielen feststellen lässt. Eine Einzel-Empfindung kann zur Auslösung der Reaction zunächst disponiren, ohne sie sofort

Bei fortgesetzten Drehungen, wie sie bei Untersuchungen mit diesem Apparate fast ausschliesslich in Betracht kommen, tritt aber der physiologisch wichtige Punkt der rhythmisch wiederholten Reizanstösse mit seinen Folgen hinzu. Dass Czapek diese intermittirende Reizung, auf die ich in meiner Auslegung der Klinostatenwirkung hingewiesen hatte, bei seiner Klinostatentheorie nicht in Betracht zieht, sondern sie völlig vernachlässigt, ist um so unverständlicher, als er der intermittirenden Reizung wenige Seiten später einen besonderen Abschnitt widmet und dabei hervorhebt, es sei mehrfach durch Autoren gezeigt worden, „dass eine in bestimmten Zeiträumen wiederholte sehr kurze, ihrer Dauer nach weit unter der Präsentationszeit liegende Reizung ebenso wie eine continuirlich fortgesetzte Reizung wahrgenommen wird", und „dass auch zeitlich weit auseinander liegende (bis 1/2 Stunde und mehr), nur sekundenlang andauernde Reizimpulse nach entsprechend langer Zeit einen Reactionserfolg auslösen". Für die Richtigkeit seiner Anschauung hätte Czapek den Beweis führen müssen, dass intermittirende Reizung nebst ihren Folgen auf dem Klinostat nicht eintritt.

Um die Folgen einer intermittirenden Reizung, ähnlich wie sie am Klinostaten in einem bestimmten Quadranten sich wiederholt, aus eigener Anschauung kennen und in ihrer Wirkung beurtheilen zu lernen, stellte ich eine Reihe gleichsinniger Versuche mit Senfkeimlingen an. Ausgewählte Samen wurden in bestimmten Abständen reihenweise in einen mit feuchter Gartenerde halb angefüllten Blechkasten ausgesät, welcher, um jede heliotropische Störung auszuschliessen, lichtdicht verschlossen wurde. Im warmen Zimmer bezw. dem Ofenschirm-Wärmeschrank[1]) gehalten, waren die etiolirten Keimlinge in wenigen Tagen versuchsfähig in lebhaftem Längenwachsthum begriffen. Durch einen raschen Einblick in das Innere wurde bei dem Dämmerlichte des Zimmerhintergrundes au

zur Ausführung zu bringen. Der Reaktionsvorgang hat seinen „Schwellenwerth" gegenüber der Perception so gut wie die Perception gegenüber den äusseren Reizursachen. Die mit der Perception verbundenen Zustandsänderungen stellen ihrerseits, wie mir aus einer Analyse der Reizvorgänge unzweifelhaft hervorzugehen scheint, den Reiz für den Reactionsvorgang dar. Durch Nachwirkung können sich auch Einzel-Empfindungen summiren, bis sie die Schwelle für die Auslösung der Reaction erreicht haben, was aus der Wirkung intermittirender Empfindungen folgt. Aus dem vorläufigen Ausbleiben der Reaction darf daher nicht auf ein Fehlen der Perception geschlossen werden.

1) Vergl. Laboratoriumsnotizen. Flora 1899, Heft 4, p. 382.

Winterspätnachmittagen zunächst festgestellt, dass die Keimlinge keine gleichsinnige Krümmung aufwiesen, sondern — wie es durch sorgfältige Aussaat, Radicula nach unten und nur von lockerer Erde in vorgebohrtem Keimungsschachte bedeckt, leicht zu erreichen ist — der Mehrzahl nach gerade aufrecht gerichtet waren. Durch Vorversuche wurde festgestellt, dass durch das kurze Oeffnen des Blechkastens im Dämmerlichte behufs Nachsehens keine heliotropische Krümmung bewirkt wurde; trotzdem wurde vorsichtshalber jeder aus einer heliotropischen Induction etwa entstehende Beobachtungsfehler dadurch ausgeschlossen, dass die geotropische Induction in einer zum Lichtzutritt senkrechten Ebene eingeleitet wurde. In dem erwähnten Wärmschrank wurde der kubische Blechkasten nun vorsichtig auf eine Querfläche umgelegt, sodass die Keimlinge alle in Horizontalstellung kamen. Das Umlegen geschah für die Dauer von je 10 Minuten, dann wurde der Kasten vorsichtig wieder aufgerichtet und blieb so für die Dauer von je 30 Minuten stehen. Die Dauer der Horizontallage der Keimlinge entsprach demnach dem jedesmaligen Aufenthalt in einem bestimmten Quadranten bei 40 Minuten Umlaufszeit eines Klinostaten. Die Czapek'sche Präsentationszeit war damit, wie mir ebenfalls Vorversuche bestätigten, nicht erreicht. Nach drei- bis viermaligem Umlegen schon, also nach 2—2½ Stunden, trat bereits eine ausgesprochene Krümmung im Sinne der geotropischen Induction auf. Es lässt dies darauf schliessen, dass auch an einem Klinostaten mit entsprechender Umlaufszeit nach dieser Dauer, also nach drei bis vier Umdrehungen, die intermittirende Reizung zur Auslösung gelangen wird. In einer Reihe ähnlich angestellter Versuche wurde das Verhältniss für die intermittirende Reizung noch ungünstiger gewählt, so wie es, mutatis mutandis, an einem Klinostaten mit 30 Minuten Umlaufszeit in einem Sextanten sich böte. Der Kasten mit den Keimlingen wurde für je 5 Minuten umgelegt, je 25 Minuten blieb er aufgerichtet. Hier trat deutliche geotropische Reaction erst später ein, war aber im Mittel nach drei Stunden, also nach sechsmaligem Umlegen (einer sechsmaligen Klinostatendrehung entsprechend) auch deutlich wahrnehmbar. In diesen Versuchen sind ja die Verhältnisse, wie sie am Klinostaten liegen, nicht genau wiedergegeben — dies wäre eben nur wieder durch die Klinostatendrehung selbst zu erreichen —, sie liegen theilweise, zumal bei den letztgenannten Versuchen, aber noch ungünstiger für die intermittirende Reizung, als sie an einem Klinostaten mit

entsprechender Rotationsdauer gegeben sind. Sie zeigen aber unverkennbar, und die Elfving-Darwin'schen Befunde ergänzend, dass bei den am Klinostaten in Betracht kommenden Zeiten und Wiederholungen eine geotropische Reaction durch intermittirende Reizung thatsächlich eintreten muss.

Meiner auf solchen Erwägungen und Versuchen beruhenden Auffassung der Bewegungen dorsiventraler Organe am Klinostat kann Czapek in Consequenz seiner Klinostatentheorie natürlich nicht zustimmen. Er geht aber mit nur sehr kurzen Bemerkungen auf Seite 270 und 280 über diesen Punkt hinweg. An der erstgenannten Stelle verweist er auf seine Experimente mit Coniferenzweigen, mit Marchantien und den photonastischen Sprossen von *Atropa Belladonna*. Nach entscheidenden Ergebnissen habe ich aber hier vergeblich gesucht: Zu den Klinostatversuchen mit *Marchantia* sind die bilateralen Brutknospen verwandt, die sich zu radiären Gebilden entwickeln, zu denen mit Coniferenzweigen drei- bis vierjährige Exemplare von *Abies pectinata* vor dem Austreiben der Knospen, aus denen sich Seitentriebe „ohne jede auffallende Dorsiventralität" entfalteten. Bei *Atropa*-Zweigen trat aber im Licht wie im Dunkel Krümmung am Klinostat auf. Als Beweis, dass meine Annahme geotropischer Krümmungen dorsiventraler Organe auf dem Klinostat unzutreffend ist, wäre der Nachweis zu bringen gewesen, dass echt dorsiventral reagirende Organe auf dem Klinostat keine bestimmt orientirte Krümmung ausführen oder dass die auftretenden Krümmungen ausschliesslich rein epinastische sind.

Auch mit meiner Methode der Unterscheidung zwischen geotropischen und epinastischen Krümmungen auf Grund der geotropischen Reizfelder und der labilen Ruhelage dorsiventraler Organe[1]), womit der Beweis für die geotropische Krümmung solcher Organe am Klinostat auf anderem Wege sich erbringen lässt, musste sich Czapek consequenterweise abfinden. An diese Methode und Untersuchung erinnernd, sagt er p. 280 nur: „Beistimmen kann ich auch nicht dem Schlusse, welchen Noll aus den Erscheinungen zieht, welche er bei inverser Fixirung abgeschnittener *Aconitum*-Blüthen beobachtete, deren Stiel freigelassen war. Wir haben es hier vielmehr mit geotropischen Krümmungen zu thun, etwa jenen vergleichbar, welche an invers senkrechten Keimwurzeln mit fixirter Spitze eintreten." Nun kam es mir ja selbst

---

1) Flora 1893, p. 361 ff.

gerade darauf an, zu zeigen, dass unter solchen Umständen eine geotropische Bewegung und keine epinastische eintritt. Was Czapek hier als Widerlegung ansieht, ist also lediglich eine Bestätigung der bekämpften Auffassung.

Wir werden auf den Ausfall dieser Versuche übrigens noch einmal ausführlicher zurückzukommen haben, um zu zeigen, dass eine solche geotropische Reaction, wie sie auch Czapek zugiebt, im schärfsten Widerspruche zu seinen Anschauungen über den Modus der geotropischen Perception steht, andererseits aber als ein empirisch auffälliges, doch aber theoretisch sicher vorauszusehendes Ergebniss aus den von mir vertretenen Grundanschauungen folgt.

II. Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes.

Aus den Knight'schen Centrifugal-Versuchen geht hervor, dass die Wirkung der Schwerkraft auf die geotropisch reagirende Pflanze durch die Massenbeschleunigung vermittelt wird, dass also dem Gewicht materieller Theile die maassgebende Rolle dabei zufällt[1]).

Die Reizauslösung durch Gewichtswirkungen könnte aber in verschiedener Weise bewerkstelligt werden. Nach Erwägung der bei geotropischen Bewegungen in Betracht kommenden Umstände, mechanischen Drucken der Aussenwelt, des wechselnden Turgordruckes und dergl., zumal auch mit Rücksicht auf geotropisch sehr empfindliche Wasserpflanzen (Characeen u. a.), deren Eigengewicht vom Auftrieb des Wassers nahezu ausgeglichen wird, sah ich mich zu der Ueberzeugung gedrängt, dass nicht das Gewicht, der Druck oder die hiermit verknüpften Spannungszustände ganzer Organe oder Zellen ausschlaggebend sein könnten, sondern dass nur die Gewichtswirkung innerhalb der geotropisch reizbaren Plasmastructur in Betracht kommen könne[2]), so wie sie etwa, unabhängig auch vom specifisch leichteren Körpergewicht, in den sog. Otocysten der niederen Wasserthiere zur Geltung kommt.

Im Gegensatz dazu sucht Czapek den Angriffspunkt des Schwerkraftreizes in dem Gewichte ganzer Organe, Zellreihen oder

---

1) Het. Induction, p. 40.

2) Het. Induction, p. 41, u. Sinnesleben, p. 25 ff.

Zellen, ja, er verallgemeinert weiterhin eine bestimmte Wirkung des Gewichts, und sieht den Druck, den schwere Körper aufeinander ausüben, als die auslösende Gravitationswirkung an, obwohl Druck auch noch auf ganz andere Weise als durch die Massenbeschleunigung von Gravitation und Centrifugalkraft hervorgerufen werden kann.

Nach Czapek ist es also schlechthin der Druck, den einzelne Zellen oder ganze Zelllagen eines vielzelligen Organs aufeinander ausüben, welcher den geotropischen Reiz abgeben soll, der weiterhin von dem Organ percipirt werde mittels einer Empfindlichkeit, welche auf die Druckunterschiede der antagonistischen Flanken abgestimmt ist. Czapek geht hier so weit, zu behaupten, dass die geotropische Sensibilität keine Eigenschaft ist, welche jeder Rindenzelle für sich zukomme, dass sie vielmehr erst durch das Zusammenwirken der schalig angeordneten Rindenzellen, durch die relative Druckvertheilung zwischen inneren und äusseren Parenchymlagen bedingt sei[1]).

Orthotrope Organe wären demnach solche, welche auf einen Seitendruck gleich Null zwischen den Zelllagen des sensiblen Organs gestimmt sind. Diese Organe haben daher, auch nach Czapek, zwei Ruhelagen, eine mit der Spitze nach oben und eine mit der Spitze nach unten. Ich habe diese beiden Stellungen als stabile und labile Ruhelage in der „Het. Induction"[2]) bereits unterschieden und zugleich gezeigt, dass sich beide nur durch die zufällig gegebene Lage der fixen Angelpunkte unterscheiden, so dass man es durch Verlegung dieser Fixpunkte jederzeit in der Hand hat, den stabilen oder labilen Charakter der beiden Ruhelagen zu vertauschen. Ein mit dem Gipfel statt mit der Wurzel fixirter Spross stellt sich dann sofort invers auf den Kopf (Gipfel unten, Wurzel oben), falls nicht, wie Fr. Darwin soeben zeigte, bei Trennung von sensibler und motorischer Zone, die Bedingungen für andauernde Weiterkrümmung gegeben werden[3]). Die beiden Ruhelagen zeigen aufs Deutlichste, dass geotropische Bewegungen orthotroper Organe nur dann von der Gravitation veranlasst werden, wenn ihre Richtung nicht mit der Längsachse dieser Organe zusammenfällt. Czapek

---

1) l. c., p. 251 u. 253.

2) l. c., p. 22.

3) Dies ist nach Darwin (Ann. of Bot. XIII, Dec. 1899, p. 567) der Fall, wenn die sensible Spitze gewisser Graskeimlinge dauernd wagerecht gehalten wird. Characeen und andere Pflanzen verhalten sich aber wie oben erwähnt.

legt daher das gleiche Gewicht auf den Umstand, dass der auslösende Druck radial gerichtet sein müsse, wie ich es schon früher mit dem Zusatze gethan hatte, dass die in Bezug auf die Organachse inverse Richtung der Gravitationswirkung auf dessen Ober- und Unterseite antagonistische Reactionen auslöse. Bei Czapek spielt diese Inversion auf den antagonistischen Seiten keine wesentliche Rolle. Es kommt nach ihm nicht auf die Richtung an, sondern nur auf die relative Druckvertheilung zwischen äusseren und inneren Parenchymlagen[1].

Czapeck schliesst auch aus den bekannten Versuchen von Sachs, in denen mittlere Lamellen, aus orthotropen Sprossen geschnitten, aus der flachen Horizontallage sich nicht geotropisch erheben, dass nicht sowohl jede Zelle für sich ein sensitives Organ bilde, sondern „dass es der Druck der Rindenzellen aufeinander ist, welcher geotropisch reizend wirkt und welcher von den percipirenden Zellen wahrgenommen wird“. „Und zwar scheint es besonders auf den radialen Druck anzukommen, sodass ein tangentialer Druck nicht hinreicht, um eine Reizung zu verursachen.“ Wenn Czapek im Anschluss daran sagt: „Von neueren Forschern hat sich meines Wissens Niemand weiter mit der Sache beschäftigt, obwohl sich auf Grund dieser so einfachen und klaren Versuche des genialen Physiologen ein weiter Blick eröffnet auf die Vorgänge in geotropisch gereizten Sprossen“, so hat er übersehen, dass ich auf Grund der Betrachtungen über die Abgrenzung der geotropischen Reizfelder in meiner „Heterogenen Induction“ (p. 31 ff.) schon theoretisch den Schluss gezogen habe, dass an den seitlich gerichteten Kanten eines wagerecht gelegten orthotropen Organs im Gegensatz zu den Ober- und Unterkanten keine geotropische Reizung stattfinden dürfe. Ich bezeichnete den Zustand der seitlich orientirten Zellreihen als die „partielle Ruhelage“. Aus der dort beigegebenen Fig. 4 ergiebt sich ihr Zustandekommen ganz naturgemäss und es lässt sich weiterhin leicht ersehen, dass mit einer Drehung des orthotrop-geotropischen Organs um seine Längsachse alle Zellen der Reihe nach mit ihrer Einführung in die seitliche Orientirung auch in die partielle Ruhelage einrücken. Es heisst da p. 31: „An den genannten Seitenkanten tritt uns demnach eine dritte Ruhelage entgegen, worin trotz horizontaler Lage der Zellenlängsachsen keine geotropische Reaction

1) l. c., p. 253.

stattfindet. Diese Ruhelage ist jedoch auf engumschriebene Gewebestreifen beschränkt und soll zum Unterschied von den für das ganze Organ geltenden Ruhelagen, der stabilen und labilen, als partielle Ruhelage bezeichnet werden. Von diesen neutralen, in partieller Ruhelage befindlichen Linien, welche senkrecht zur Krümmungsebene gestellt sind, steigert sich nach oben allmählich der Hemmungseffect, nach unten der Förderungseffect". Nachdem ich auf die Zweckmässigkeit und Nothwendigkeit dieses aus der Reizfeldbegrenzung sich von selbst ergebenden, zur Harmonie der Bewegung wesentlichen Verhältnisses hingewiesen, definirte ich die geotropische Reizlage orthotroper Organe wie folgt: „Ich halte es nach Obigem aber für zweckmässiger, weil allgemeiner giltig, die geotropische Wirkung auf die Lage des Radius eines orthotropen Organs zu beziehen, als auf dessen Längsachse, wie es bisher immer geschah und wobei nur die Reaction der obersten und untersten Seite eine einseitige Berücksichtigung erfuhr. In der Richtung des Organradius tritt also die Maximalwirkung der Gravitation hervor[1]), senkrecht zum Radius ist die geotropische Wirkung sowohl bei aufrechter wie bei geneigter Längsachse gleich Null." In dieser partiellen Ruhelage befinden sich also die Zellen einer gewissen mittleren Gewebeschicht in jedem horizontal gelegten orthotropen Organ. Diese Gewebeschicht vermittelt bei der Krümmung zwischen der gehemmten Concavseite und der im Wachsthum geförderten Convexseite, indem sie selbst neutral bleibt und die Krümmung nur passiv mitmacht. Werden diese in partieller Ruhelage befindlichen horizontalen Schichten aus dem Verbande der übrigen Zellen herausgeschnitten, so ist, falls traumatische Umstimmungen ausgeschlossen bleiben, das Ergebniss eben der Ausfall des erwähnten Sachs'schen Versuches, nämlich

1) Nach dem damaligen Stand unserer Kenntnisse hatte ich angenommen, dass die kräftigste geotropische Reizwirkung der Schwerkraft in der Horizontallage des Organs sich geltend mache und danach das Reizfeld an der entsprechenden Stelle verstärkt eingezeichnet. Tritt, wie Czapek gegenüber den früheren Autoren behauptet, die Maximalwirkung bei etwa 135° Ablenkung ein, so alterirt dies den Begriff, die Abgrenzung und Lage meiner Reizfelder nicht im Geringsten. Es würde danach nur nöthig, die Stelle grösster Empfindlichkeit im Reizfeld selbst etwas zu verschieben. Meine Betrachtungen über das Reizfeld basiren also keineswegs auf der unrichtigen Voraussetzung, dass die geotropische Optimalstellung für orthotrope Organe in der Horizontallage gegeben sei (Czapek, p. 237). Dieser Punkt kann jederzeit einer besseren empirischen Kenntniss gemäss verlegt werden, ohne dass man im Geringsten mit den sonstigen Eigenschaften des Reizfeldes in Conflict käme.

das Ausbleiben geotropischer Krümmung. — Ist das Vorhandensein einer partiellen Ruhelage die nothwendige Folge der im Pflanzenorgan bestimmt orientirten geotropischen Reizstructur, welche in der Lage und Begrenzung meiner geotropischen Reizfelder empirisch zum Ausdruck kommt, so findet sich auch Czapek durch seine Annahme mit dem Ausfall der Sachs'schen Versuche in seiner Weise, wie man sieht, völlig befriedigend ab.

Die principiell verschiedene Basis für unsere verschiedene Erklärung des Sachverhalts giebt uns nun aber doch die Möglichkeit, Kriterien zu finden, welche die Entscheidung für die eine oder die andere herbeizuführen vermögen. Es seien hier zwei zu näherer Erörterung herausgegriffen.

Bei der Czapek'schen Druckhypothese ist es offenbar gleichgiltig, wodurch der Druck zu Stande kommt, ob durch das Gewicht lebendiger Zellen oder todter Materie, ob überhaupt durch die Massenbeschleunigung der Gravitation oder beliebige andere Druckkräfte. Er nimmt davon nur die durch rasche Aufeinanderfolge von mechanischen Druckänderungen zu thigmotropischen Krümmungen führenden äusseren Berührungen aus[1]). Es ist also möglich, den in dem Sachs'schen Versuch durch das Gewicht nicht veranlassten Radialdruck auf andere Weise einzuführen. Der Sachs'sche Versuch hat übrigens bei vielen Objecten seine grossen technischen Schwierigkeiten, die es mit sich bringen, dass das charakteristische Ergebniss keineswegs immer, ja nicht einmal in der Regel zum Ausdruck gelangt. Auch bei vorsichtigstem Ausspalten der Gewebelamelle mittels paralleler Doppelmesser machen sich oft sofort Spannungsdifferenzen in derselben geltend, welche in mannigfachen Wellungen, Hin- und Herbiegungen ihren Ausdruck finden. Einestheils treten diese Verbiegungen sofort ein, sodass die Lamelle schon verbogen aus dem Spalt des Doppelmessers hervortritt, anderntheils verändern sich diese nachträglich noch oder es treten neue auf, ohne aber in bestimmter Weise gegen die Gravitationsrichtung orientirt zu sein. Nur vereinzelt trifft man es, eine flach und gerade bleibende Lamelle zu erhalten, welche dann wenigstens streckenweise trotz nachweisbaren Wachsthums im feuchten Dunkelraume in der Horizontallage jede geotropische Action vermissen lässt. Sachs ist augenscheinlich denselben Schwierigkeiten und Störungen begegnet, wie seine

1) l. c., p. 282.

Bemerkung: „In dieser Lage findet nicht selten keine geotropische Aufrichtung statt" anzeigt. Czapek scheint nicht viel mehr Glück damit gehabt zu haben, indem er sagt: „Ausnahmen kommen allerdings bei einer grossen Anzahl von Individuen vor, unvermeidlicher Versuchsfehler und individueller Differenzen halber." Gerade die beiden letztgenannten Störungen spielen auch meiner Erfahrung nach eine grosse Rolle. Es ist nicht leicht, mit dem Schnitt immer genau in gleichem Abstand jederseits von der Mitte zu bleiben; jede Abweichung davon und, wie gesagt, auch individuelle Differenzen, unsymmetrische Vertheilung der Gewebespannungen u. a. werden Spannungsdifferenzen ergeben, die bei der geringen Dicke der Lamellen gar nicht sehr gross zu sein brauchen, um zu erheblichen Verbiegungen zu führen. Verhältnissmässig selten hat man aber doch das Glück, trotz aller Schwierigkeiten, wenigstens streckenweise einwurfsfreie Objecte für weitere Versuche zu gewinnen.

Solche flach gebliebenen Strecken wurden, sofern sie in die vorher festgestellte Region kräftigen Wachsthums fielen, für die Versuche mit künstlichem Radialdruck verwandt. Die Epikotyle von *Phaseolus*, *Faba*, *Pisum* lieferten dabei die besten Präparate; die von Czapek besonders zu den Lamellenversuchen benutzten *Helianthus*-Keimlinge erwiesen sich viel weniger tauglich. Aus der Mitte des Markes solcher Lamellen wurden mittels Doppelmessers vorsichtig schmale Längsstreifen herausgenommen und dadurch Spalte erhalten, durch die der Streifen eines Deckgläs'chens oder Glimmerblättchens hindurchgesteckt werden konnte. Die Lamelle mit dem durchgesteckten Glimmerblättchen wurde dann auf einem kleinen, aus paraffinirten Korkplattenstückchen zusammengesetzten Gestell im feuchten Dunkelraum wagerecht gelegt und von der Flanke her durch ein Gewichtchen ein seitlicher Zug auf das in senkrechter Ebene befindliche Glimmerplättchen ausgeübt. Dieser Zug wirkte dann als Radialdruck auf die dem Plättchen als Widerlager dienende eine Organflanke ein. Der von dem Gewichtchen ausgeübte gleichmässige Druck wurde so gewählt, dass er etwa dem Radialdruck bezw. dem Gewichte entsprach, welches bei horizontaler Lage des Organs auf der Unterkante lastete. Es wurde dies zum Theil dadurch erreicht, dass nach Equilibrirung der Reibungswiderstände des Röllchens, welches den vertikalen Zug in einen horizontalen umsetzte, ein Stengelabschnitt der Versuchspflanze von der Länge des Druck-

plättchens als Gewichtchen benutzt wurde. Allzu ängstlich braucht man übrigens mit der Abmessung dieser Zugkraft nicht zu sein, da ja, wie alle Centrifugalversuche ergeben haben, die geotropische Reizung zwischen weiten Grenzen der ertheilten Massenbeschleunigung eintritt. Der Ausfall solcher Versuche musste nun die Entscheidung bringen, ob die Pflanze den Schwerkraftsreiz mit Hilfe der Radialdruckdifferenz empfängt und bemisst oder nicht.

Träfe die Czapek'sche Hypothese zu, dann hätte die dem künstlichen Radialdruck unterworfene Flanke wie unter dem Einfluss der Schwere darüberliegender Gewebe sich verlängern müssen. Die Lamellen blieben jedoch in allen Versuchen trotz des festgestellten weiter dauernden Längenwachsthums gerade. Sie bewiesen ihre geotropische Reactionsfähigkeit aber auch nach diesen Druckversuchen noch dadurch, dass sie bei horizontaler Längsachse, in senkrechte Ebene gestellt, eine geotropische Krümmung mehr oder weniger deutlich noch ausführten, während der Radialdruck nicht den mindesten Einfluss auf sie geübt hatte.

Fällt hier die Entscheidung schon zu Ungunsten der Czapekschen Hypothese, indem trotz vorhandenen Radialdruckes keine geotropische Action ausgelöst wird, so lässt sich andererseits auch zeigen, dass in der Natur geotropische Reactionen ausgelöst werden, wo Radialdruckdifferenzen gar nicht vorhanden sind. Ein Beispiel dafür liefern die Schlingpflanzen.

Es steht experimentell fest, dass die rotirende Nutation der Windepflanzen geotropischer Natur ist, dass eine eigenartige geotropische Krümmung in einer bestimmten Region des Sprossgipfels den bekannten äusseren Erscheinungen der Windebewegung zu Grunde liegt[1]). Diese, das stete weitere Umkreisen der Stütze ermöglichende geotropische Krümmung erfolgt aber nicht in einer senkrechten Ebene wie die allgemeiner bekannten geotropischen Bewegungen, sondern in einer Horizontalebene. Es ist also nicht eine Ober- oder Unterkante, welche geotropisch gefördert oder gehemmt wird, sondern eine Flanke (Lateral-Geotropismus). Die in horizontaler Ebene gegenüberliegenden Flanken sind hier die geotropischen Antagonisten und nur der Umstand, welche der

---

1) Näheres darüber ist in der Heterog. Induction, p. 45 ff. ausgeführt. Dort ist auch die betreffende Literatur citirt. Vergl. auch das Capitel „Schlingpflanzen" im Bonner Lehrbuch (4. Aufl., p. 231).

beiden gegenüberliegenden Flanken die Wachsthumsförderung erfährt, entscheidet darüber, ob eine Pflanze Rechtswinder oder Linkswinder ist[1]). Worauf es hier aber allein ankommt, das ist die Thatsache, dass überhaupt eine horizontale Flanke geotropisch gereizt wird, obwohl der von Czapek zu einer geotropischen Reizung geforderte Radialdruck darüberliegender Gewebselemente hier fehlt. Wollte man aber irgendwie eine radiale Componente aus dem Druck der oberen Organhälfte ableiten, so bliebe doch die unüberwindliche Schwierigkeit, dass dieser für beide Flanken gleich ausfiele und demnach auf keinen Fall eine einseitige Auslösung bewirken könnte. Es ist also ganz ausgeschlossen, die Thatsache des Lateral-Geotropismus, wie wir ihn bei Schlingsprossen finden, mit der Czapek-schen Druckhypothese in Einklang zu bringen.

Wenden wir uns hiernach zur Betrachtung der diageotropischen Pflanzenorgane, so genügen schon die darüber bekannten Thatsachen vollständig, um die Unmöglichkeit logisch darzuthun, dass die Pflanze ihre geotropische Reizung aus der Radialdruckdifferenz ableite. Czapek hat seine früher ausgesprochene Ansicht, dass die Stellung diageotropischer Organe eine Resultante der, von verschiedenen gleichzeitig vorhandenen geotropischen Sensibilitäten verursachten Reactionen sei, auf meine Einwendungen[2]) hin aufgegeben und nimmt nun auch eine besondere diageotropische Reizbarkeit der plagiotropen Organe an. Die diageotropische Ruhelage kommt seiner Auffassung zufolge dadurch zustande, dass der für die Ruhelage der betreffenden Organe angestrebte Seitendruck von Null different ist, „dabei ist conform den dargelegten

1) Diesem Unterschied liegt, wie ich hervorhob, eine inverse Orientirung der Reizfelder zu Grunde. Mit dieser im engsten Zusammenhang steht dann der Umstand, dass eine invers aufgestellte Schlingpflanze ihre jüngsten, noch wachsthumsfähigen Windungen von der Stütze wieder abwickelt und die entgegengesetzte Richtung einschlägt. Dieser von Sachs besonders hervorgehobene Versuch ist meines Erachtens, neben den Schwendener'schen und Baranetzky'schen Klinostatenversuchen sowie den ergänzenden Befunden Wortmann's, einer der wichtigsten für die ganze Theorie des Windens, hat aber, wie auch mein Hemmungsversuch (Botan. Ztg. 1885, Spalte 667) in einigen Winde-Theorien, welche mehr die mechanischen Begleiterscheinungen berücksichtigen, weder die richtige Beachtung noch eine Erklärung gefunden, obwohl eine die physiologischen Grundlagen treffende Theorie des Windens diese merkwürdige Thatsache als das natürliche Ergebniss ihrer Voraussetzungen in sich schliessen muss.

2) Sinnesleben, p. 86.

Anschauungen kein essentieller Gegensatz zwischen ortho- und diageotropen Organen gegeben. Orthotropie und Plagiotropie sind also nur graduell different"[1]). Organe, die in einem bestimmten Grenzwinkel ihre Ruhelage finden, müssten demnach auf eine ganz bestimmte Differenz des Seitendruckes der Flanken abgestimmt sein. Mit dieser logischen Folgerung gerathen wir aber hier, zum Unterschied von den orthotropen Organen mit der Differenz Null in der Ruhelage, in unlösbare Widersprüche und Unmöglichkeiten. Da sich nämlich ein radiäres plagiotropes Organ in seiner Ruhelage um seine Längsachse reactionslos drehen lässt, so müssen alle Flanken desselben untereinander gleichwerthig sein. Sie stehen in der Ruhelage aber nicht wie die Kanten eines orthotropen Organs unter gleichen Druckverhältnissen, sondern es sind die gegenüberliegenden Kanten je nach ihrer Lage den verschiedensten Druckdifferenzen ausgesetzt. Die grösste liegt in der vertikalen Medianebene und von hier aus sinkt sie bis zur Druckdifferenz gleich Null in der horizontal gelegenen Centralebene des Organs herab. Wenn nun eine ganz bestimmte Druckdifferenz die Reactionslosigkeit der Ruhelage verbürgt, so müssten in allen übrigen antagonistischen Kanten mit abweichender Differenz geotropische Reactionen ausgelöst werden. Czapek müsste also seine Druckdifferenz-Hypothese, die für orthotrope Organe in gewisser Beziehung genügte, für plagiotrope aber ad absurdum führt, noch ganz anders compliciren, um das natürliche Verhalten der letzteren damit in Einklang zu setzen.

Ich sehe auch keine Möglichkeit, wie Czapek das verschiedene Verhalten plagiotroper Organe erklären will, wenn sie nach oben oder nach unten gleich weit aus der Ruhelage abgelenkt werden, und wie er es plausibel machen will, dass im ersten Falle eine Krümmung nach unten, im zweiten eine entgegengesetzte nach oben eingeleitet wird.

Von besonderem Interesse waren mir Czapek's Versuche mit plagiotropen Seitenwurzeln in den Vertikalstellungen, nicht weil das „eine bisher noch nicht untersuchte Frage ist", sondern weil ich in meiner „Heterogenen Induction"[2]) die beiden Vertikallagen — Spitze senkrecht aufwärts und Spitze senkrecht abwärts gerichtet — als labiale Ruhelagen schon theoretisch abgeleitet und erkannt

1) l. c., p. 242.

2) p. 37.

hatte, ohne selbst durch den Versuch die Bestätigung des aus der Betrachtung der Reizfelder gewonnenen Ergebnisses beibringen zu können. Czapek hat nun mittels einer sehr schönen Methode, Reizwirkungen an nutationslos fixirten (eingegypsten) Objecten durch Nachwirkungsbeobachtungen auf dem Klinostat deutlich zu machen, diesen experimentellen Beweis erbracht. Er hat gezeigt, dass die Vertikallagen in der That labile Ruhelagen in meinem Sinne sind. Dieses Ergebniss ist aber nun wieder für seine Seitendruck-Theorie höchst bedenklich. Er sieht sich deshalb genöthigt, sich damit abzufinden[1]): „Im ersten Moment könnte dieser Befund stutzig machen, da wir wissen, dass die Differenz zwischen Orthrotropie und Plagiotropie eben in der Stimmung auf verschiedenen Druckverhältnissen beruht und man denken könnte, dass aus einer Vertikalstellung Seitenwurzeln unbedingt in ihre Grenzwinkelstellung sofort zurückkehren müssten. Weil aber nun der thatsächliche experimentelle Befund der eben dargelegte ist, so sehe ich gerade darin wieder einen Beweis für die Unmöglichkeit, dass auch plagiotrope Wurzeln vermöge ihrer Structur im sensiblen Spitzenorgan einen anderen als den seitlich gerichteten Druck wahrnehmen“ . . . „In den Vertikalstellungen der Seitenwurzeln fungirt der Reaction auslösende Apparat daher einfach nicht“ . . Czapek verwechselt in dieser Auslegung Unterschiedsempfindlichkeit mit dem absoluten Maass der Radialdruck-Empfindung. Plagiotrope Organe sollten ihm zufolge doch gerade auf eine bestimmte Differenz des Radialdrucks für die Ruhelage abgestimmt sein, und die Radialdruckdifferenz Null nimmt er ja für orthotrope Organe in Anspruch. So steht denn auch seine Erklärung der Thatsache, dass dorsiventrale Organe, unter Beibehaltung ihres Grenzwinkels, um 90° in der Längsachse gedreht, neue Orientirungsbewegungen ausführen, in geradem Gegensatz zu der oben erwähnten Auslegung. Da nimmt Czapek an: „die frühere Stimmung ist der gleichen Druckverhältnisse (in Dorsal- und Ventralflanke) wegen gestört, es wird Reaction ausgelöst“[2]). Die labilen vertikalen Ruhelagen plagiotroper Organe sind also mit der Czapek'schen Radialdruckhypothese in der That nicht vereinbar, ebenso wie die wechselnden Druckverhältnisse zwischen den gegenüberliegenden Flanken eines ruhenden plagiotropen

---

1) l. c., p. 243.
2) l. c., p. 276.

Organs mit deren Voraussetzungen, wie wir gesehen, nicht harmoniren.

Meine Auffassung, die von der fixen Orientirung empirisch bestimmt begrenzter Reizfelder ausgeht, hat mit allen diesen Widersprüchen und Schwierigkeiten nicht im Geringsten zu kämpfen. Ist das Organ in der stabilen Ruhelage, dann sind es seine sämmtlichen peripherischen Zellen ebenfalls. Auch die partielle und die labilen Ruhelagen folgen mit gleicher Bestimmtheit aus Lage und Begrenzung der betreffenden Reizfelder und lassen das Verhalten der Organe in jeglicher Position — wie z. B. in der vorher unbekannten Vertikalruhe — unzweifelhaft voraussehen, wie sich auch die jeweilige und nach den Umständen wechselnde Vertheilung der antagonistischen Wachsthumsreactionen (Förderung und Hemmung) daraus ganz von selbst ergiebt. Ueber diesen, für den Verlauf und die Oekologie der geotropischen Reizbewegungen so wesentlichen Punkt, welcher aufs Engste auch mit der Erreichung der Ruhelage auf kürzestem Wege zusammenhängt, bleibt uns die Czapek'sche Hypothese hier auch jede Andeutung eines Zusammenhangs oder einer Erklärung schuldig.

Orthotrope und plagiotrope Organe sind meiner Ansicht nach, im Gegensatz zu Czapek's Auffassung, nicht nur graduell, sondern in ihrem Verhalten gegenüber Lageveränderungen wesentlich verschieden, wie es in ihrem unzusammenhängenden Reizfeld für die gleichartige Wachthumsreaction zum Ausdruck kommt, gegenüber den orthotropen Organen mit ihrem einheitlich zusammenhängenden Reizfelde[1]).

Hatte Czapek schon bei der geotropischen Reizbarkeit der Wurzeln die anatomische Structur der Wurzelspitze, ihren Aufbau aus „Schalencomplexen, welche zur Längsachse parallel gerichtet sind und aus leicht trennbaren Längsreihen sensibler Zellen bestehen", mit seiner Radialdruckhypothese verquickt, so räumt er der anatomischen Structur eine noch grössere Bedeutung und Mitwirkung ein bei den dorsiventralen Organen. Die Differenz zwischen plagiotropen radiären und dorsiventralen Sprossen besteht nach Czapek nämlich darin, dass bei den ersteren die sensible Rinde an der natürlichen Ober- und Unterflanke ganz gleich gebaut ist. „Der dorsiventrale Spross hingegen besitzt an Ober-

1) Vergl. Het. Ind., p. 37 u. Reizfeld Schema 6 gegenüber dem Schema 1 u. 2 für orthotrope (positive und negative) Organe.

und Unterflanke eine verschieden ausgebildete sensible Rinde, es werden daher auch die Verhältnisse des radialen Druckes an beiden Flanken verschieden sein." Die Betrachtung der verschiedenen anatomischen Ausbildung der Rinde (l. c. Fig. 6a) soll zeigen, was für eine Differenz zwischen radiären und dorsiventralen Sprossen obwaltet[1] . . . „Wenn sich aber nun der Spross stets auf die bestimmte Orientirung von oberer und unterer Flanke einzustellen trachtet, so bedeutet dies nichts anderes, als dass er auf ein bestimmtes Verhältniss des radialen Druckes in der oberen und des Druckes in der unteren Flanke gestimmt ist." Wie dorsiventrale Rundsprosse, so sollen auch ebensolche Flachsprosse und Blätter ihre Dorsiventralität der differenten gröberen Organisation verdanken. „Fig. 6b zeigt, dass man durch Flachdrücken des dorsiventralen runden Sprosses die anatomischen Verhältnisse des blattartigen Organs erzeugen kann, auf welches wir alle Betrachtungen hiermit zu übertragen vermögen. Der als wirksame Reizursache thätige Radialdruck ist hier senkrecht zur Oberfläche angreifend zu denken." „Wäre Ober- und Unterseite gleich ausgebildet, d. h. das Organ bifacial, so würde eine Drehung um 180° keine Reaction auslösen." Ich habe einige Sätze Czapek's hier wörtlich wiedergegeben, um zu zeigen, von welch' groben Organisationsverhältnissen er die geotropische Reizbarkeit abhängig sein lässt. Spricht schon die blosse Thatsache nicht gerade für die Czapek'sche Hypothese, dass es, wie z. B. unter den Blüthenstielen vielfach, physiologisch sehr ausgesprochen dorsiventrale Organe giebt, denen eine entsprechende anatomische Dorsiventralität fehlt und umgekehrt[2]), so lässt sich ihre Geltung auch für die dorsiventralen Organe durch andere Erwägungen mit Sicherheit ausschliessen. Die physiologisch dorsiventralen Blüthenstiele von *Tropaeolum* und *Linaria cymbalaria* erfahren bekanntlich sofort nach der Befruchtung, die von *Aconitum*, *Delphinium* u. a. etwas langsamer, eine völlige Umstimmung in ihren geotropischen Eigenschaften. Wäre die Ursache ihrer geotropischen Reizstimmung auf das Druckverhältniss in morphologisch-anatomisch verschieden ausgebildeten Flanken begründet, so müsste mit der physiologischen Umstimmung eine anatomische Umwandlung Hand in Hand gehen.

---

1) l. c., p. 275, 276.

2) Hier sei nur an den Orthotropismus etiolirter Marchantien im Dunkeln erinnert.

Davon ist aber, wie ich mich an *Linaria-* und *Tropaeolum-*Blüthenstielen wiederholt überzeugt habe, durchaus nichts wahrzunehmen. Der Blüthenstiel behält während der gründlichsten geotropischen Umstimmung seine frühere wesentliche anatomische Beschaffenheit unverändert bei. Einen weiteren Gegenbeweis erblicke ich in dem Verhalten dorsiventraler Blüthen (bezw. Blüthenstiele) bei inverser Fixirung mit dem Stiel senkrecht abwärts. In der „Heterogenen Induction" war ich bei Aufstellung und Abgrenzung der Reizfelder dorsiventraler Organe zu dem Resultat gekommen, dass dorsiventralen Organen neben der einzigen stabilen Ruhelage, welche in ihrer normalen Stellung zum Ausdruck kommt, auch noch eine labile Ruhelage, nämlich die mit der Organlängsachse senkrecht abwärts, zukommen muss[1]). Es war mir daraufhin gelungen, reactionsfähige Blüthenstiele von *Aconitum* durch vorsichtige und exacte Einführung in diese Inversstellung reactionslos zu erhalten und damit die theoretisch gewonnene Ueberzeugung experimentell zu bestätigen. Um von den Schwierigkeiten und den Zufälligkeiten, denen man ausgesetzt ist, einen Blüthenstiel an der lebenden Pflanze in die labile Ruhelage einzuführen und darin zu erhalten, unabhängig zu sein, habe ich dann später diese labile, leicht verlassene Ruhelage in die stabile, nach jeder Abweichung immer wieder aufgesuchte verwandelt[2]), was, wie erwähnt, durch blosse Verlegung des fixen Angelpunktes jederzeit leicht gelingt. Wurden also dorsiventrale Blüthen, welche sammt ihrem Stiel von der Mutterspindel abgetrennt worden waren, so an einem Korke festgesteckt, dass die Knospe unbeweglich fixirt, das basale Stielende jedoch frei beweglich war, so richteten sie ihre Stiele in der That aus jeder ihnen gegebenen anderen Stellung senkrecht nach oben, sofern, wie bei *Aconitum Napellus* und *Stoerkeanum* keine Epinastine mit im Spiele ist. Diese Aufrichtung mit dem Endziel der senkrechten (orthotropen) Stellung ist rein geotropischer Natur. Auch Czapek fasst sie, wie schon erwähnt, als eine geotropische auf[3]). Wie Czapek dieses eigenthümliche geotropische Verhalten dorsiventraler Objecte mit seiner oben erwähnten Druckdifferenz-Hypothese zwischen Dorsal- und Ventralseite vereinbaren will, ist mir nicht

1) Het. Ind., p. 34 und Reizfeld-Schema Fig. 5.
2) Flora 1893, Eine neue Methode der Untersuchung auf Epinastine, p. 361.
3) l. c., p. 280: „Wir haben es hier mit geotropischen Krümmungen zu thun."

ersichtlich, denn es steht dieses experimentelle Ergebniss im schroffsten Gegensatz zu derselben.

Auf eine nochmalige Widerlegung des Geotortismus und der damit zusammenhängenden Fragen, zu dem sich Czapek in dem Capitel über den Geotropismus von Blüthentheilen bekennt, kann ich mit dem Hinweis auf meine[1]) und Meissner's Arbeiten[2]), die Czapek ganz unbekannt geblieben zu sein scheinen, hier verzichten.

III. Faltung und Rollung dorsiventraler Gebilde.

Zur Stütze für seine Druckhypothese führt Czapek auch einen Punkt ins Feld. der von Sachs zuerst betont[3]) und theoretisch verwerthet worden ist. Sachs war damals, in der Ueberzeugung, dass es keinen transversalen Heliotropismus und Geotropismus gäbe, zu der Auffassung gelangt, dass plagiotrope Organe sich einfach betrachten liessen als eine innige Vereinigung bestimmt zusammengruppirter orthotroper Elemente. Ein Blick auf Orientirung und Begrenzung der Reizfelder zeigt, dass dies für wagerecht sich stellende radiäre plagiotrope Organe wohl dem Erfolg nach annähernd zutrifft, nicht aber für schräg sich einstellende und für dorsiventrale. Aber auch die wagerecht sich einstellenden radiären Organe besitzen zwei labile Ruhelagen („Het. Ind." p. 29), welche den von Sachs in ihnen hypothetisch angenommenen orthotropen Elementen nicht zukommen. Sachs stand nun vor der Schwierigkeit, die verschiedene Richtung des *Marchantia*-Thallus und der Sexualträger zu erklären. Er sah diese Schwierigkeit schwinden bei der Erwägung, dass die orthotropen Elemente des Thallus auf allen Seiten der Längsachse für äussere krümmende Einflüsse in gleicher Art und Stärke reactionsfähig sein müssen, während die plagiotropen dorsiventral reagiren müssen, d. h. auf der einen Seite anders als auf der anderen: „Denken wir uns einen Thalluslappen der Längsachse parallel zusammengerollt, sodass er eine hohle Röhre bildet, gleichgiltig, ob dabei die Unterseite aussen oder innen zu liegen kommt; so muss ein solches

---

1) Flora 1892. Die Orientirungsbewegungen dorsiventraler Organe.

2) Meissner, Botan. Centralblatt, 1894, Bd. LX. Beitrag zur Frage nach den Orientirungsbewegungen zygomorpher Blüthen.

3) Sachs, Ges. Abh. II, p. 1025 ff. (Arb. Bot. Inst. Würzburg, II, p. 248 ff.). Vergl. auch Göbel, Organographie, I, p. 59.

Rohr nicht mehr plagiotrop, sondern orthotrop sein, es muss sich unter dem Einfluss des Lichtes und der Schwerkraft verhalten wie ein aufrechter Stengel oder wie ein Fruchtträger von *Marchantia.*" Für diese Behauptung, deren logische Richtigkeit Sachs betont, führt er noch einige Beispiele zur Unterstützung seiner Betrachtung an, nicht aber, ohne ausdrücklich darauf hinzuweisen, dass der Versuch oder die Beobachtung entscheiden müsse. Entschiedener geht Czapek in dieser Frage zu Werke. Nachdem er auf sein Schema (Fig. 7, p. 276) eines zusammengerollten blattähnlichen dorsiventral gebauten Gebildes verwiesen, sagt er: „Mit einem Schlage wird das Verhältniss zwischen Radialdruck der beiden Flanken ausgeschaltet, an dessen Stelle tritt dasselbe Verhältniss, welches der Radialdruck in orthotropen Organen innehält, und es ist sofort klar, dass das Organ sich nunmehr genau so benehmen wird wie ein orthotroper Stengel."

Bei der Betrachtung dieser ganzen Verhältnisse kommt, als einen wesentlichen Unterschied bedingend, zunächst das rein mechanische Moment in Betracht, ob eine wirkliche Verwachsung mit der Rollung und Faltung verbunden ist, oder ob eine nur lose, lockere Rollung und Faltung einer in ihrem „Bewegungsvermögen freien Fläche vorliegt. Davon hängt es vor allem einmal ab, was wir als „Flanken" des Organs bezeichnen dürfen. Ist das flächenförmige Organ zu einer festgeschlossenen Röhre verwachsen, dann kann natürlich, auch wenn die plagiotrope Natur der einzelnen Flächentheile erhalten bliebe, die Resultante kein einseitiger Plagiotropismus sein. Die plagiotropen Tendenzen würden sich, bei gegebener aufrechter Stellung der Röhre, gegenseitig das Gleichgewicht halten, kämen aber in inneren, auf ein Zerreissen oder Zusammendrücken der Röhre gerichteten Gewebespannungen immerhin noch zu einem gewissen Ausdruck.

Ein solches zu einer neuen physiologischen Einheit zusammengezwungenes Organ müsste sich aus schrägen Lagen unter Umständen ähnlich, aber nicht vollkommen gleich, einem orthotropen Organ aufrichten, wie die in seine Flanken entsprechend eingezeichnet gedachten Reizfelder voraussehen lassen.

Ist das Organ dagegen nur lose — ohne feste Verwachsung — zusammengerollt oder gefaltet, dann steht der plagiotropen Reaction und Einstellung der Flächenelemente, wie bei der Entfernung aus jeder anderen abnormen Lage, aber nichts im Wege, wenn überhaupt die entsprechende Reizbarkeit gegeben ist. Wenn

frei gerollte oder gefaltete Organe orthotrop stehen, so ist das, wie gleich näher gezeigt werden soll, die Folge einer besonderen Reizstimmung und nicht die ihrer Zusammenrollung.

Zunächst lässt sich feststellen, dass gar nicht alle in der Knospenanlage gerollten Blätter orthotrop reagieren. Wohl sind sie an aufrecht stehenden Zweigen zunächst senkrecht gestellt, aber an den schräg oder horizontal gerichteten Aesten des Strauches oder Baumes setzen sie ebenso getreu die schräge oder horizontale Richtung ihrer Mutterachse fort. Erst in einem gewissen Alter beginnt dann eine bestimmte Plagiotropie gegenüber äusseren Richtkräften und zwar in vielen Fällen noch während des gerollten Zustandes. An Birnbäumen lässt sich dies im Frühjahr leicht beobachten. Umwickelt man an einer aufrechten Knospe die gerollten Blätter, so dass sie sich nicht entfalten können, so stellen sich diese in bestimmtem Alter trotz der dauernden Rollung plagiotrop völlig so ein, wie die mittlerweile entfalteten Blätter. Auch kann man ein junges entfaltetes Blatt durch künstliche Rollung nicht orthotrop machen.

Dem oft begegneten Hinweis auf die Orthotropie gerollter gestielter Blätter liegt die Annahme zu Grunde, dass der Stiel von der Reizstimmung der Blattfläche abhängig sei[1]), es haftet ihm jedoch der Mangel an, dass dies noch keineswegs bewiesen ist. Aber auch bei fixiertem Stiele zeigen die jungen Spreiten, so weit es ihnen möglich ist, durch Biegungen und andere Reactionen an, dass sie trotz anfänglich gegebener Rollung zu dorsiventralem Charakter übergehen und selbst der gerollt bleibende Theil eines gestielten Blattes fängt im betreffenden Alter an plagiotrop zu werden. Von grösserem Belang für die fraglichen Verhältnisse sind natürlich solche plagiotropen Organe, denen ein stielartiger, die Bewegung hauptsächlich vermittelnder Theil fehlt, so die Thallome der frondosen Lebermoose und der laubartigen Flechten. Da sehen wir nun, dass die Sexualträger der *Marchantia* orthotrop sind, obwohl, wie Sachs[2]) hervorhebt, dabei noch deutlich eine Längshälfte als Unterseite die andere als Oberseite erscheint, also „eine blosse Annäherung an die theoretische Forderung" erreicht ist, wir sehen in gleicher Weise den etiolirten flachen *Marchantia*-Spross sich im Dunkeln orthotrop erheben, dagegen die von Czapek

1) Czapek, l. c., p. 274.
2) Ges. Abh., II, p. 1026.

auf dem Klinostat gezogenen gerollten *Marchantia*-Thallome sich nach Aufhören der Klinostatenbewegung alsbald diageotropisch dem Substrate flach anlegen[1]).

In dem vorletzt erwähnten Falle ist die Stellung trotz flacher Ausbreitung einer dorsiventralen Structur orthotrop, im letzten Falle dagegen eine plagiotrope Reaction mit gegebener Rollung und äusserlich radiärem Aussehen verbunden. In keinem dieser Fälle findet demnach die geforderte Relation zwischen Orthotropismus und Rollung dorsiventral gebauter Organe eine Bestätigung.

Die auffälligsten und anscheinend einleuchtendsten Beispiele für den Orthotropismus gerollter Organe von morphologischer Dorsiventralität liefern die fertilen Thalluslappen gewisser Flechten[2]). Aber auch hier wird der Zusammenhang wohl ein andrer sein. Der Beginn der Aufrichtung, während dessen die Rollung noch fehlt, zeigt deutlich, dass es sich hier um eine Aenderung der geotropischen Stimmung als solcher handeln muss und nicht um einen durch Rollung erst erzeugten Orthotropismus. Die Rollung, welche hier eine bemerkenswerthe Begleiterscheinung der orthotropen Erhebung ist, erlaubt aber ihrerseits einem eng umschriebenen Theil des Thallus die abweichende Richtung, ohne dass, wie es andernfalls eintreten müsste, stärkere Spannungen bezw. Zerreissungen oder die Miterhebung weiter steriler Thallustheile die Folge wären.

Wenn so die Rollung die Erhebung engumgrenzter Thallusstrecken mechanisch erleichtert, so gewährt sie, worauf Göbel[3]) schon hingewiesen hat, wie jede Rollung und Faltung flacher Organe, auch wieder den mechanischen Vortheil einer erhöhten Biegungsfestigkeit. Dass bei gerollten Flächenthallomen der Orthotropismus in der specifischen geotropischen Stimmung der Flächenelemente beruht, die eben aufgehört haben, dorsiventral-plagiotrop zu sein, scheint mir auch u. a. aus den Beobachtungen von Reinke[4]) hervorzugehen, wonach bei der orthotropen *Cetraria*

1) Czapek bemerkt p. 264 selbst: „Thatsächlich sind die radiären Klinostatenpflanzen und die normalen Thalluslappen unter sonst gleichen Bedingungen, wie ich mich überzeugte, ganz gleich geotropisch sensibel und sie bieten auch in Bezug auf Schnelligkeit der Reaction keine Differenzen."

2) Sachs, l. c., p. 1026.

3) Göbel, Organographie, I, p. 59.

4) Reinke, Flechten, IV (Schluss). Jahrb. f. wiss. Botan., XXVIII. Bd., H. 3, 1895, p. 192, Fig. 109, III.

islandica crispa der Durchschnitt durch die Thalluswandung keinen dorsiventralen, sondern einen ausgesprochen bilateralen (bifacialen) Bau aufweist.

Nach dem Gesagten halte ich es für richtiger, den Orthotropismus der in Frage kommenden Organe nicht als unmittelbare Folge ihrer Rollung und Faltung, sondern als den Ausdruck ihrer specifischen geotropischen Stimmung zu betrachten; die in vielen Fällen dabei zu beobachtende Rollung und Faltung aber als eine, anderen, zum Theil mechanischen Anforderungen genügende Begleiterscheinung aufzufassen. Als Beweis für die Czapek'sche Druckdifferenzhypothese kommen diese gerollten Flächenorgane aber um so mehr in Wegfall, als sie sich, so weit die Sachs'schen Erwägungen darauf anwendbar bleiben, mit anderen Theorien der geotropischen Perception ebenso gut vertragen würden.

Im Vorhergehenden wurde das Verhalten von Organen der verschiedensten geotropischen Reaction, orthotropen und plagiotropen, radiären und dorsiventralen der Reihe nach darauf hin geprüft, ob ihre Reizbarkeit mit der Druckdifferenzhypothese in Einklang zu bringen sei und es hat sich gezeigt, dass auch nicht eine Thatsache auf eine solche Art des Reizempfangs hinweist, dass sich vielmehr überall Schwierigkeiten und directe Widersprüche der consequenten Durchführung der Czapek'schen Anschauungen entgegenstellen.

Es ist bereits weiter oben schon darauf hingewiesen worden, wie die Pflanze, wenn sie ihren Geotropismus von Druckdifferenzen abhängig gemacht hätte, theils durch die Mannigfaltigkeit anderweiter, Druck bewirkender Einflüsse in der Orientirung irre geführt werden müsste, theils aber, wie durch den Auftrieb unter Wasser, ihre geotropische Orientirung mehr oder minder einbüssen oder gar umkehren würde. Greift die Schwere maassgebend innerhalb einer im Plasma zu denkenden reizbaren Structur an, so werden alle diese Störungen nicht eintreten können, gleichwie der Gang eines Pendelührchens nur von seiner Orientirung zu der Zugrichtung der Schwere, nicht aber von den Druck- und Gewichtsverhältnissen seiner Theile untereinander und seiner Umgebung beeinflusst wird.

Der Umstand, dass einseitige Druckwirkungen nicht nur durch die Schwerkraft, sondern auch durch mannigfache andere Einwirkungen hervorgebracht werden, wobei es denselben an sich nicht

anzumerken ist, auf welche Art sie erzeugt wurden, setzte uns oben schon in den Stand, die Auslegung der Sachs'schen Lamellenversuche, wie sie Czapek gab, zu widerlegen.

Die starken operativen Eingriffe bei jenen Versuchen liessen es mir wünschenswerth erscheinen, die Versuche mit künstlich hervorgebrachtem Radialdruck, die Czapek selbst nicht in Betracht gezogen hat, an anderen, weniger tiefgreifend verwundeten Objekten noch einmal zu wiederholen.

Zu solchen Versuchen wurden zunächst hohle Stengel der verschiedensten Pflanzen benutzt. Durch die centrale Höhlung wurde ein Stäbchen geschoben, an dessen frei heraussteheuden Enden feine Fädchen befestigt wurden. Der hohle Stengeltheil wurde dann in den feuchten Dunkelraum, seiner Länge nach einer Glas- oder Korkplatte anliegend, senkrecht gestellt und vermittelst eines leichten Zuges, der seitlich auf das Stäbchen wirkte, gegen die gleichfalls genau senkrecht stehende Unterlage angedrückt. Die Druckkraft schwankte zwischen derjenigen des natürlichen Gewichts des Stengels und dem verschiedenen Mehrfachen dieser Grösse. Nach längerer oder kürzerer Zeit, nachdem zwei unter sonst gleichen Verhältnissen wagerecht gelegte ähnliche Stengelglieder sich stark geotropisch gekrümmt hatten, wurden die Stäbchen aus den Vertikalstengeln entfernt. Bei keinem der sehr zahlreichen Versuchsobjecte zeigte sich dann aber auch nur die leiseste Krümmung als Reaction auf den erlittenen Radialdruck. Aehnliche Versuche wurden mit genau dem gleichen Erfolg auch mit nicht hohlen Stengelgliedern angestellt, wobei statt des centralen Stäbchens ein tangential der einen Flanke angepresstes Stäbchen oder längliches Plättchen mechanisch den Radialdruck ausübte. — Alle Versuchsobjecte wurden nach dem erwähnten negativen Ergebniss noch einige Zeit wagerecht gelegt, die vorher dem Druck unterworfene Seite nach oben, und bewiesen dann noch durch ihre eintretende geotropische Krümmung, dass sie während der Versuchszeit reizbar und wachsthumsfähig geblieben waren.

Es liesse sich gegen die Tragweite dieser Versuche nur der Einwand anführen, dass die Druckverhältnisse. wie sie hier künstlich hervorgerufen werden, nicht der Vertheilung und Steigerung entsprechen, die in einem horizontal oder schräg gelegten orthotropen Organ durch die nach unten zunehmende Belastung vorliegen.

Bei einem solchen umgelegten Organ steigt ja der Radialdruck von 0 auf der Oberseite gradweise bis zur Grösse U (welche dem Gewicht des darüberliegenden Gewebes entspricht) auf der Unterseite und man könnte immerhin der Meinung sein, dass gerade in diesem gegebenen Verhältniss der Zunahme bezw. Abnahme der Druckdifferenz das entscheidende Moment für die geotropische Reizung liege.

Diese Art der Druckvertheilung künstlich an vertikal stehenden Versuchsobjecten mechanisch nachzuahmen, sah ich keine Möglichkeit. Es lässt sich aber andererseits doch leicht zeigen, dass für die geotropische Krümmung die oben erwähnte Druckvertheilung keineswegs etwa bedingend wäre, selbst wenn der Radialdruck im Czapek'schen Sinne die Rolle der geotropischen Perception übernommen hätte. Von der hierauf bezüglichen Versuchsreihe soll nur ein Beispiel herausgegriffen werden. Ein Blütenschaftstück von Taraxacum, welches 0,48 gr wog, wurde horizontal gelegt und mit Eisenstückchen beschwert, welche unter einander parallel und senkrecht zur Längsachse des Schaftes dicht nebeneinander auf diesem lagerten. Das von diesen Eisenstückchen auf den hohlen Schaft ausgeübte Gewicht betrug rund 15 gr, also etwa das 30fache des Gewichts, welches das Gewebe des Schaftes auf die Unterlage ausübte. Bei einem unbelasteten Schafte steigt von oben nach unten der Druck von Null bis zur Gewichtseinheit; bei dem belasteten Schafte dagegen von 30 auf 31 Gewichtseinheiten, also in einem total verschiedenen procentualen Verhältniss. Trotzdem führte ein so belastetes Schaftstück wie ein unbelastetes in kurzer Zeit eine starke geotropische Krümmung aus von nur 3 cm Krümmungsradius. Dass eine bestimmt abgestufte Druckdifferenz zur geotropischen Krümmung nothwendig sei, lässt sich nach dem Erfolg solcher Versuche also auch nicht behaupten und es lässt sich die Bedeutung des negativen Ergebnisses der Versuche mit künstlichem Radialdruck, durch diesen Einwand nicht in Frage stellen.

So stehen denn auch die Versuche mit künstlich hervorgerufenem Radialdruck im Einklang mit allen früher erwähnten Thatsachen, indem sie, gleich jenen, entschieden gegen die geotropische Radialdruck-Empfindlichkeit der Zellschichten sprechen. Die Möglichkeit, dass Radialdruckdifferenzen die geotropische Reizung bedingen, ist nach allem als ausgeschlossen zu betrachten.

Nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Radialdruckhypothese, aber in principieller Beziehung zur Kenntniss der geotropischen Reizvorgänge, wie auch der Reizbewegungen im Allgemeinen, stehen dann noch einige von Czapek zum Theil schon früher publicirte, aber auch in seiner genannten Abhandlung wieder vertretene Anschauungen, deren hauptsächlichste, wie die veränderte chemische Reaction des Zellinhaltes geotropisch gereizter Wurzelspitzen, der Reizzustand der Ruhelage und die Vorgänge der Aenderung in der Reizstimmung, unter anderem noch einer kritischen Betrachtung kurz unterworfen werden müssen.

IV. Die veränderte chemische Reaction des Zellinhalts geotropisch gereizter Wurzelspitzen.

Czapek hat gefunden[1]), dass Wurzelspitzen, nach der geotropischen Reizung mit oxydablen Reagentien behandelt, sich in ihren Reactionen zwar nicht qualitativ aber doch quantitativ von denen ungereizter Spitzen unterscheiden. Er glaubt damit bestimmte Vorgänge sicherzustellen, unter welchen die geotropische Perception durch die Wurzelspitzen einhergeht und damit objectiv die Processe der Reizaufnahme sichtbar zu machen[2]). Derartige tiefgreifende Consequenzen vermag ich aus den immerhin bemerkenswerthen, wenn auch auf Wurzelspitzen und die Avena-Coleoptile beschränkten Befunden nicht zu ziehen. Wenn sich solche Vorgänge auch in den Wurzelspitzen abspielen, die Czapek für die sensiblen Organe hält[3]), so ist hiermit doch nicht gesagt, dass damit „objectiv die Processe der Reizaufnahme sichtbar" gemacht werden. Ueber den ferneren oder näheren, den directen oder indirecten Zusammenhang dieser quantitativen Reactionsänderung mit der Perception des geotropischen Reizes ist uns absolut jede Einsicht verschlossen. Es mögen gerade so gut nebensächliche chemische Endglieder irgend welcher secundärer oder tertiärer Auslösungsvorgänge sein, die wir hier zu sehen bekommen. Wenn in anderen Fällen Wundreize

1) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XV, 1897, p. 516 und „Weitere Beiträge" l. c., p. 207.

2) l. c, p. 208.

3) Nach einem Referat von W. Rothert in der Bot. Ztg. 1899, No. 15, Spalte 227, wird dies bestritten von M. Wachtel: Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (Schriften d. Naturf. Gesellsch. in Odessa, Bd. XXIII, 1899).

bestimmte Folgeerscheinungen auslösen, dabei aber sichtlich die Athmung quantitativ alteriren, so wird man in der Veränderung der Athmung doch nicht den Process der Reizaufnahme erblicken wollen. Dass die zu Oxydationen bezw. Reductionen in Beziehung stehenden Stoffe der Wurzelspitze dabei nur quantitativ alterirt werden, scheint mir auch eher dafür zu sprechen, sie mit dem neu einsetzenden Reize nicht in primäre Verbindung zu bringen, um so weniger, als man den Nachweis noch vermisst, dass keinerlei andere Wachsthumsstörungen als gerade geotropische die genannten Reactionen beeinflussen. Einen Umstand, der geeignet ist, noch besondere Bedenken gegen diese Czapek'sche Auffassung wach zu rufen, erblicke ich in dem gleichmässigen Erscheinen der Reaction allerorts in dem Wurzelspitzen-Gewebe, während sich doch die geotropische Reaction in einem Antagonismus zwischen Ober- und Unterseite äussert. Wie in der „motorischen Zone" sich ein Antagonismus auf solche identische Reaction hin ausbilden sollte, wenn nicht die motorische Zone des radiären, ringsum gleichartig beschaffenen Organs selbst wieder oben und unten unterscheiden kann, d. h. selbst auch, resp. allein dazu befähigt ist, ist mir nicht vorstellbar. Ganz dieselben Bedenken gelten auch gegen die Czapek'schen Ausführungen (p. 221) über die mit jenen chemischen Reactionsänderungen in Verbindung gebrachten Reiztransmissionen. Eine allseitige Ausbreitung einer gleichförmigen geotropischen Reizreaction von der Wurzelspitze aus nach den motorischen Zellen ist mit dem Antagonismus der reagirenden Organflanken und der behaupteten Trennung von sensibler und motorischer Zone nicht vereinbar. Selbst ursprünglich räumlich getrennte Förderungs- und Hemmungsreize müssten bei der von Czapek behaupteten allseitigen Ausbreitung sich gegenseitig kreuzen und bis zur Auslöschung des Effects alteriren. Auch ist die Existenz einer labilen Ruhelage, der Ausfall der Sachs'schen Lamellenversuche mit einer allseitigen Ausstrahlung der geotropischen Reizung nicht zu vereinigen. Der springende Punkt der geotropischen Krümmungserscheinungen, die antagonistische Reaction der gegenüberliegenden Organflanken und ihre Verkettung mit bestimmten Richtungen der Reizwirkung hat, wie schon einmal erwähnt, überhaupt in der Czapek'schen Arbeit nicht die ihr zukommende Berücksichtigung erfahren, so dass gar nicht abzusehen ist, welchen Weg das Organ in seine Ruhestellung einschlägt und warum das für gewöhnlich der kürzeste Weg ist.

Dass Czapek mir gelegentlich den Vorwurf macht[1]), meine Betrachtungen basirten auf den unrichtigen Voraussetzungen, dass die geotropische Reaction nur in einer Wachsthumsförderung der einen Flanke bestehe, begreife ich angesichts meines ausdrücklichen Vorbehalts nicht. In der „Heterogenen Induction" heisst es deutlich genug[2]): „Der Einfachheit halber soll zunächst nur der Vorgang der Wachsthumsförderung und die Lage seines Reizfeldes in Betracht gezogen werden. Es wird dann nach dem Vorhergehenden nicht schwer sein, sich das Verhalten der antagonistischen Seite ergänzend hinzuzudenken, so dass ich es nicht für nöthig halte, durch fortwährende ermüdende Heranziehung des Gegenvorganges diese Betrachtungen unnütz in die Länge zu ziehen." Meine empirisch abgeleiteten Reizfelder für die Wachsthumsförderung und die sie ergänzenden Reizfelder der Hemmung lassen keinen Augenblick einen Zweifel zu, welche Bewegung das Organ in einer beliebigen Stellung zur Gravitationsrichtung einschlagen wird.

V. Die Reizverhältnisse der Ruhelage.

Wo verschiedene Reizfelder aneinander grenzen, hatte ich reizlose Lücken angenommen, welche den Ruhelagen des Organs entsprechen. Es ist bereits oben, bei Besprechung der Seitenwurzeln, erwähnt worden, dass es so möglich war, empirisch noch unbekannte Ruhelagen vorauszusehen und sie dann experimentell zu bestätigen. Der abweichenden Auffassung von Pfeffer gegenüber[3]), dass ein in der Ruhelage wirksamer, ständiger geotropischer Reiz das Organ in dieser festhält, habe ich meine Auffassung dann eingehender im „Sinnesleben" begründet[4]). Ohne sich auf die Widerlegung der von mir für die geotropische Reizlosigkeit der Ruhelage dort angeführten Thatsachen einzulassen, bekennt sich Czapek im Princip zu der Auffassung von Pfeffer, freilich nur vorübergehend[5]) und in verbo: In rebus steht er fast durchgängig auf dem entgegengesetzten Standpunkte. Ueberall stellt Czapek nämlich bei der

1) l. c., p. 237.

2) Het Ind., p. 19.

3) Reizbarkeit der Pflanzen, p. 19.

4) Das Sinnesleben der Pflanzen. Bericht der Senckenb. Naturf. Gesellschaft. Frankfurt a. M., 1896, p. 83, Anmerkung.

5) l. c., p. 236 u. anderwärts.

Behandlung der Wurzeln mit oxydablen Agentien die Reaction geotropisch gereizter Wurzelspitzen den in der Ruhelage beharrenden „ungereizten“ gegenüber und erklärt daraus ja auch die abweichende Reaction beider. Weiterhin ist in dem Abschnitte über die Rückkehr in die Ausgangsstellung betont, dass für die dauernde Function von Reflexapparaten an Thier und Pflanze es eine nothwendige Voraussetzung ist, dass der Apparat die Fähigkeit besitzt, nach einer stattgehabten Reizung wieder in den anfänglichen Zustand zurückzukehren, um eine Wiederholung des Reizvorganges zu ermöglichen. Es betreffe diese Rückkehr in den ungereizten Zustand nicht allein den perceptorisch thätigen Apparat. Eine Rückkehr in den „ungereizten Zustand“ ist aber doch nicht denkbar für ein geotropisches Organ, wenn die Ruhelage auch einem gereizten Zustand entspräche. Czapek spricht hier ferner von dem „Aufhören der geotropischen Reizung“ nach erreichter Ruhelage, vom chemischen Nachweis der Rückkehr in den Zustand vor der geotropischen Reizung und erklärt, im Gegensatz zu der Annahme Pfeffers von stationären oder permanenten Reizvorgängen, dass man keineswegs annehmen dürfe, dass beim Geotropismus keine Rückkehr in den früheren Zustand stattfände, wenn sie auch „latent“ verlaufe. „Man kann demnach auch für die pflanzlichen Reflexbewegungen,“ fährt Czapek p. 300 fort, „im Hinblick auf die vom Geotropismus erzielten Ergebnisse generell den Satz aussprechen, dass auch bei ihnen ... eine Rückkehr des Zustandes vor der Reizung automatisch nach Beendigung des Reizvorganges einsetzt und dass alle Veränderungen beseitigt werden, welche während der Reizvorgänge erfolgt sind (vergl. auch p. 308, Abschn. VI).

Wenn Czapek die von mir theoretisch geforderten labilen Ruhelagen von Seitenwurzeln, senkrecht aufwärts und senkrecht abwärts, experimentell bestätigen konnte, so vermag er diese, von der Normalstellung, wie sie seine Druckdifferenzhypothese fordert, abweichende Ruhelage doch auch nicht anders zu erklären, als durch den Mangel an Reizwirkung in dieser sozusagen unnatürlichen Ruhelage. Giebt er doch auch für die stabile Ruhelage der orthotropen Stengel und Wurzeln an, „dass nur der radial gerichtete, also der seitliche Druck, bei der Perception des geotropischen Reizes in Frage kommen kann[1],“ woraus doch das Aufhören des geotropischen Reizes in der Vertikalen unmittelbar erfolgt.

---

1) l. c., p. 252.

So ist Czapek selbst nicht im Stande, an dem permanenten Reizzustande der Ruhelage consequent festzuhalten. Noch bestimmter als die ihn zu diesem Ergebniss führenden Punkte dürften aber die folgenden Thatsachen für das Ausfallen der geotropischen Reizung in der Ruhelage sprechen[1]: Zunächst die leichte Ablenkbarkeit orthotroper Organe aus der vertikalen Ruhelage durch schwache seitliche Reize. Wenn die orthotrope Ruhelage unter dem Zwange eines geotropischen Reizes von der Grösse der Gravitationsbeschleunigung G stände, dann dürften, sollte man meinen, geringe Centrifugalkräfte von kleinen Bruchtheilen von G keine die nachträgliche Gleichgewichtslage so weit überschreitenden Ablenkungen hervorrufen, wie sie es wirklich thun, zumal wenn man bedenkt, dass ihnen auch noch der Autotropismus (Rectipetalität) entgegen wirkt. Es spricht weiterhin sehr bestimmt das Verhalten orthotroper Organe in der labilen Ruhelage für die Abwesenheit eines permanenten Richtungsreizes in dieser Ruhelage. In der „Heterogenen Induction“[2]) ist gezeigt worden, dass geo-orthotropische Organe zwei Ruhelagen besitzen. eine senkrecht mit der Spitze nach oben, die andere mit der Spitze senkrecht nach unten. Es mag noch einmal daran erinnert werden, dass sich diese beiden Ruhelagen principiell, soweit Perception und Auslösung der Bewegungsreaction in Betracht kommen, nicht von einander unterscheiden, dass ihr verschiedener Charakter, bezüglich Stabilität oder Labilität der Ruhelage, nur von der Lage des fixen Angelpunktes für die Bewegungsrichtung abhängt, sodass es gelingt, die eine mit der anderen beliebig zu vertauschen. Czapek hat später auf anderem Wege ebenfalls die inverse Lage orthotroper Wurzeln als Ruhelage nachgewiesen und kommt in seinen „Weiteren Beiträgen“ wieder darauf zurück[3]), indem er anerkennt, dass eine orthotrope Wurzel zwei Stellungen besitzt, welche sie nicht von einander zu unterscheiden vermag. Dies sei die normale senkrechte Ruhelage und die invers vertikale Position mit der Spitze nach oben. Das „Ausbleiben einer geotropischen Reizung“ nach Inversstellung bei eingegypsten Objecten, welche demnach nutationslos fixirt waren, erweise sicher, dass es allein die Circumnutation der Wurzelspitze

1) Vergl. z. Th. auch „Sinnesleben“, p. 83, 84.

2) l. c., p. 22.

3) Wenn Czapek hier behauptet, ich hätte in der „Heterog. Induction“ keine weiteren Beweise für meine Ansicht beigebracht, so wird man sich durch Vergleich der citirten Stelle (p. 22) leicht vom Gegentheil überzeugen können.

sei, welche sie aus dieser Ruhelage entferne und sie in eine reactionsauslösende Stellung überführe. Wenn nun aber die geringste Abweichung von der vertikalen Stellung, die zunächst kaum eine wahrnehmbare geotropische Einwirkung bedingt, das Organ schliesslich aus seiner orthotropen Ruhelage entfernt — wenn die labile, mit der stabilen Ruhelage in der Reizstimmung gleichwerthige Stellung so leicht verlassen wird, so erblicke ich darin einen Beweis, dass kein permanenter geotropischer Reiz das Organ in seiner Ruhelage fesselt, sondern dass geotropische Reize erst regulirend nach Abweichungen aus der Ruhelage einsetzen und sich geltend machen. Die stabile Ruhelage ist demnach keine durch permanente Reizwirkung erhaltene starre Zwangslage, sondern eine neutrale Stellung, in welche das Organ nach allen kleinen Schwankungen, wie sie in den Circumnutationen uns bekannt geworden sind, durch den daraufhin eingreifenden Reiz in stetem Widerstreit wieder zurückgebracht, gleichsam darin balancirt wird. Darauf weisen auch die Versuchsergebnisse von Czapek hin[1]), welche die heliotropische Ruhelage gleichzeitig geotropischer Objecte betreffen. Diese orthotropen Organe behalten ihre Stellung gegen eine seitliche Lichtquelle nicht etwa bei, wenn man ihnen von vorn diese Stellung giebt, sondern sie werden dann zunächst aus ihrer späteren Ruhelage abgelenkt und durch den daraufhin eingreifenden heliotropischen Reiz erst in die Ruhelage zurückgebracht. In der heliotropischen Ruhelage selbst war also augenscheinlich kein heliotropischer Reiz fixirend wirksam, sondern setzte erst nach der Ablenkung regulirend ein, so wie eine Luftströmung auf den Flügel einer Wetterfahne nur durch Correction der Abweichungen wirkt, ohne ihn durch eine besondere Leistung in der neutralen Ruhelage selbst festzuhalten.

Wenn bei der geotropischen Reizung andererseits die merkwürdige Thatsache festzustellen ist, dass die geotropische Einwirkung und Leistung um so geringer ausfällt, je mehr die Längsachse des Organs sich der Richtung der Gravitation nähert, wenn dann bei unwesentlicher Ueberschreitung der Ruhelage die Reizwirkung erst wieder kaum merkbar, aber sozusagen mit umgekehrtem Vorzeichen anhebt, so deutet auch dieser Sachverhalt wieder darauf hin, dass die geotropische Reizung in der Ruhelage selbst auf dem Nullpunkt angelangt war.

---

1) Vergl. „Sinnesleben", p. 84.

Pfeffer hatte dagegen in seinem Vortrage über die Reizbarkeit der Pflanzen[1]) die beachtenswerthe Einwendung gemacht, dass mit dem Aufhören des geotropischen Reizes eine gekrümmte Wurzel in Folge ihres Autotropismus sofort ihre geotropische Ruhelage verlasse, also in dieser festgehalten worden sein müsse. Dass Seitenwurzeln, Blätter u. s. w. sich in der üblichen Stellung befinden, sei ebenso ein Erfolg des andauernden geotropischen Reizes in der Ruhelage selbst, da jene mit Eliminirung dieses Reizes einer anderen Gleichgewichtslage Platz mache.

Um diesen Thatbestand in die richtige Vergleichslage mit dem oben Erwähnten zu bringen, muss zunächst unterschieden werden nach der Einheit oder Mehrheit der Richtungsreize, welche die übliche Stellung bedingen. Wenn ein orthotropes Organ, das von horizontal gerichteten Lichtstrahlen getroffen wird, eine Ruhelage einnimmt, welche weder in die Vertikale noch in die Horizontale, sondern in eine bestimmte Zwischenstellung fällt, dann sind in dieser Zwischenstellung, die weder als heliotropische, noch als geotropische Ruhelage bezeichnet werden kann, ohne Zweifel beiderlei Reizwirkungen zur Erhaltung der Ruhelage permanent thätig. Das Abschwächen bezw. Aufhören der einen wird die Sachlage sofort zu Gunsten der anderen verschieben. Das Erlöschen des Lichtes muss dem weiterwirkenden Geotropismus zum Uebergewicht verhelfen zur Bewegung nach der erstrebten geotropischen Ruhelage hin. Etwas anderes ist es, wenn das betreffende Organ seine rein geotropische Ruhelage wirklich einnimmt, sei es, dass es durch anders orientirte Richtungsreize von aussen oder innere Reize, wie den Autotropismus, nicht alterirt wird, sei es, dass unter dem Einfluss eines prävalirenden Reizes die Reizstimmung für andere Einwirkungen verändert bezw. aufgehoben worden ist[2]). Im ersten Falle haben wir nur eine „Gleichgewichtslage“, die unter dem Einfluss verschiedenartiger, gleichzeitig wirksamer Richtungsreize angenommen wurde, im letzteren eine eigentliche Ruhelage bezüglich eines einheitlichen Richtungsreizes. In den Gleichgewichtsstellungen wirken natürlich die componirenden Reize permanent ein, für die geotropische, heliotropische oder sonst einem einheitlichen (äusseren wie inneren)

---

1) l. c., p. 19.

2) Wie es z. B. für den Geotropismus eintritt, wenn die Sporangienträger von *Pilobolus* von einseitigem Lichte getroffen werden.

Richtungsreize entsprechende Ruhelage lässt sich eine solche Permanenz der dazu führenden Reizwirkung aber nicht erkennen; es scheinen mir vielmehr die oben angeführten Thatsachen übereinstimmend auf das Gegentheil hinzudeuten. Es ist auch nicht recht einzusehen, welcherlei Art die Leistung sein sollte, die der Richtungsreiz während der Ruhelage zur Auslösung bringen könnte. Das gleichmässige geradlinige Wachsthum, an das man denken könnte, wird, soweit es nicht durch Correctionen aus seitlichen Abweichungen wiederhergestellt wird, auch schon durch die inneren Relationen, welche ihren Ausdruck im Autotropismus finden, gewährleistet. Wollte man annehmen, es sei die Folge des permanenten geotropischen Reizes in der Richtung der Längsachse, dann wäre es sehr merkwürdig, dass es bei der Rotation am Klinostaten erhalten bleibt bezw. wieder gewonnen wird.

VI. Umstimmungen der Reizbarkeit.

Wieder in Anlehnung an ein Bedenken Pfeffers steht dann der Gegensatz, den Czapek in der Frage der Umstimmungen der Reizbarkeit gegen meine Auffassung der Sachlage[1]) einnimmt. Ich hatte in der „heterogenen Induction“ darauf hingewiesen, dass gewisse Umstände dafür sprechen, die Umstimmung im geotropischen Verhalten, beispielsweise durch Lichtreize, auf eine Veränderung (andere Orientirung) im Empfangsapparat zurückzuführen, hatte mich aber damals noch folgendermaassen zurückhaltend über diesen Punkt geäussert: „Wir können also die geotropische Disposition auf zwei verschiedene Arten verändern, durch Belassung der inneren Causalverbindungen zwischen Reizfeld und seiner Reaction, indem wir nur die Orientirung des ersteren ändern, oder aber wir greifen in den inneren Verlauf der Reaction selbst ein, indem wir an dem Zustand des Empfangsapparates nichts ändern. Da dies im Effect bei orthotropen Organen auf dasselbe hinausläuft, . . . so ist es nicht möglich hier ein Kriterium zu finden. Bei der grossen Unbekanntschaft mit den feineren Vorgängen bei Reizerscheinungen ist darüber aber heutzutage überhaupt noch gar nichts Sicheres zu sagen. Beide Möglichkeiten liegen vor und nur die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass „Dispositions“-Aenderungen

1) Het. Ind., p. 26.

im geotropischen Verhalten durch Umänderungen des Empfangsapparates, durch Verschiebung des Reizfeldes selbst, also durch Aenderungen in der empfänglichen Reizstructur des Protoplasmas veranlasst werden. Wir werden nämlich sehen, dass plagiotrope Organe im Allgemeinen kein einseitig zusammenhängendes Reizfeld besitzen wie orthotrope. Wenn nun die geotropische Disposition geändert wird, ... so kann das hier unmöglich durch innere Umschaltungen bei gleichbleibender Lage des Reizfeldes erreicht werden. Es muss vielmehr die receptive Reizstructur (welche die Lage des Reizfeldes ja bedingt) sein, welche hier verändert wird. Es ist deshalb das Nächstliegende und Nächstberechtigte auch bei orthotropen Organen unter sich zunächst einmal, so lange ganz bestimmt lautende Hinweise noch fehlen, anzunehmen, dass positiven und negativen geotropischen Krümmungen eine inverse Orientirung der receptiven Reizstructur innerhalb der Organe zu Grunde liegt." Pfeffer[1]) betonte demgegenüber, dass man dem Enderfolg überhaupt nicht ansehen könne, ob der veränderte Effect in einer Beeinflussung der Perceptionsfähigkeit oder in der Verschiebung in irgend einem Gliede der Reactionskette resp. in den letzten Acten der mechanischen Ausführung zu suchen sei. Im Allgemeinen gab ich dies ja auch zu; in dem vorliegenden speciellen Falle aber, wo es sich um Richtungsreize, um eine mathematisch bestimmte räumliche Einstellung des Organismus zur Aussenwelt handelt, da liefert gerade der Enderfolg den Schlüssel für eine weitere Einsicht in dieser Beziehung. War ich in der „Heterogenen Induction" noch der Meinung, dass „ganz bestimmt lautende Hinweise" für jene Umlagerung noch fehlten, so war mir später die Existenz zwingender Beweise dafür klar geworden, die ich dann im „Sinnesleben" p. 85 darlegte; „In der That ist für die veränderte Ruhelage der Richtungsbewegungen keine andere Annahme möglich. Nur für diese und die in den Vordergrund meiner Ausführungen gestellten Erscheinungen habe ich diese Annahme aber auch aufgestellt, ohne allgemeinere Folgerungen daraus zu ziehen. Da die Ruhelage bei solchen Richtungsreizen abhängig ist von einer bestimmten Richtung des einwirkenden Reizes und andererseits lediglich durch die fixe Lage und polare Beschaffenheit der reizbaren Structur regulirt und festgehalten wird, so bleibt keine andere Wahl übrig. Denn die bestimmte Beziehung

1) Pfeffer, Reizbarkeit d. Pfl., Anm. p. 24, 2. Abs.

zur Aussenwelt kann unmöglich durch Verschiebungen in der inneren Verkettung hergestellt, sondern nur durch die mit der Aussenwelt direct verkehrende reizbare Structur erreicht werden. Gilt dies streng genommen nur für die Umstimmung plagiotroper, radiärer und dorsiventraler Organe, so ist es auch für orthotrope, positiv und negativ gestimmte Pflanzentheile, wie oben gesagt, das Wahrscheinlichste."

Ich vermag einen logischen Fehler in diesem Schlusse, der mir durchaus zwingend erscheint, nicht zu entdecken. Wie soll z. B. eine Wurzel, deren perceptorisch-sensibler Apparat auf plagiotrope Ruhelage abgestimmt bleibt, die orthotrope Ruhelage unterscheiden und innehalten, ohne ständig dem motorischen Apparat die entsprechende Bewegung zur Erreichung seiner specifischen Ruhelage zu induciren? Nur wenn der perceptorisch-sensible Apparat die orthotrope Ruhelage als solche empfindet und auf sie abgestimmt ist, kann diese letztere zu Stande kommen. Auf alle die dargelegten Verhältnisse ist Czapek überhaupt nicht eingegangen in seinen Ausführungen über Umstimmung; er verlegt diese ohne weiteres in die Alteration der Umsetzungsvorgänge zwischen Perception und Reaction[1]). Den einzigen Beweis für diese Behauptung[2]), dass die Differenz zwischen Orthotropismus und Plagiotropismus nicht im Empfangsapparat, sondern erst in der „Relation" zwischen Wahrnehmung und der auslösenden Action liegen könne, finde ich bei Czapek höchstens in dem Hinweis, dass die Wurzelspitzen bei orthotropen und plagiotropen Wurzeln gleiche Structur besitzen, woraus folge, dass auch selbstverständlicher Weise die physikalische Wirkung der Schwere in gleicher Weise bei Haupt- und Nebenwurzeln zum Ausdruck gebracht wird[3]). Denn was Czapek vom Reizstimmungswechsel beim Menschen mit seinen hohen psychischen Fähigkeiten zum Vergleich heranzieht, ist für einen pflanzlichen Organismus doch nicht maassgebend[4]), in vielen Fällen oft geradezu unzutreffend.

Das Gleichniss, welches Czapek p. 246 herbeizieht zur Erläuterung seiner Behauptung, die Umstimmung betreffe nicht Ver-

---

1) l. c., p. 306.

2) l. c., p. 236, 306.

3) Nach Czapek ist es ja der gröbere Aufbau der Wurzelspitze aus „concentrischen Schalen", welcher die geotropische Empfindung vermittelt, obwohl seine eigenen Resectionsversuche für das Gegentheil sprechen.

4) Sinnesleben, p. 55 ff.

änderungen im sensiblen Apparat, sondern trete erst in der Uebertragung in den motorischen Apparat auf, ist so unglücklich wie möglich gewählt: „Ein Bild dieser Erscheinung,“ sagt er, „giebt das Verschieben der Walze an einer Spieldose, wodurch ein anderes Musikstück zum Ertönen gebracht, wird, ohne dass sich die Vertheilung der Stahlspitzen auf der Walze ändert oder die tonerzeugende Stahlzinkenreihe beeinflusst wird.“ Das Umlagern der Walze bedeutet aber doch eine ganz wesentliche Aenderung, denn es ist hier gleichbedeutend mit dem Einsetzen einer von der ersten ganz verschiedenen Walze an deren Stelle, ähnlich, wie ich es von der Umlagerung der reizbaren Structur bezw. deren Empfindlichkeit verlange.

Auch sonst bleibt Czapek nicht consequent in der Durchführung seiner Behauptung. Wo es sich darum handelt, für die verschiedene Ruhelage eine Erklärung zu geben, da ist es bei ihm „die Reizstimmung des sensiblen Organs allein,“ die maassgebend ist und die Organe sind in der neuen Ruhelage nach der Umstimmung doch auch „im ungereizten Zustande.“ Also muss die Umstimmung, die Veränderung doch das sensible Organ betroffen haben [1]). Andernfalls wäre es auch consequenter gewesen, nicht von einer Reizstimmung, sondern von einer Reactions- oder Umsetzungsstimmung zu reden.

Die logische Forderung, dass Umstimmungen gegenüber Richtungsreizen eine Aenderung im maasgebenden Zustand des reizempfänglichen Apparates selbst zu Grunde liegt, ist also nicht zu umgehen und nicht durch blosse Verschiebung in irgend einem Gliede der Re-

1) Eine zum Ersatz der Hauptwurzel herangezogene orthotrop umgestimmte Seitenwurzel, oder ein durch Lichteinfluss orthotrop gewordenes, früher plagiotropes Rhizom besitzt ja nach Czapek dann seine stabile Stellung in der Vertikallage; in der früheren plagiotropen Stellung war es auf einen bestimmten Seitendruck abgestimmt. Es müsste, falls keine Aenderung die sensible Zone ergriffen hätte, also in der orthotropen Lage dann jene Reactionen zur Auslösung bringen, welche der Reizung freier plagiotroper Organe in orthotroper Stellung, folgen und diese verlassen. Es ist deshalb auch ein offenbarer Widerspruch, wenn Czapek in der Zusammenstellung der wesentlichsten Ergebnisse p. 306 sagt: „Der Unterschied (von der orthotropen Hauptwurzel) liegt nur darin, dass die Reizstimmung eine verschiedene ist, sodass die Seitenwurzeln mit der Ruhelage einen bestimmten seitlichen Druck im sensiblen Organ aufsuchen u. s. w., und fortfährt: „Aenderungen des Grenzwinkels . . beruhen auf Alteration der Umsetzungsvorgänge zwischen Perception und Reaction.“

actionskette bezw. den letzten Momenten der Auslösung zu ersetzen.

Dieses Ergebniss, welches für die Czapek'sche Hypothese der Druckdifferenzempfindlichkeit so gut seine Giltigkeit hat wie für meine und jede andere Vorstellung über geotropische Einwirkung, steht aber im engen Zusammenhang mit den Vorgängen, die ich als heterogene Induction bezeichnet habe.

VII. Heterogene Induction.

Als heterogene Induction bezeichnete ich z. B. den Vorgang, dass ein Lichtreiz, ohne heliotropisch in Action zu treten, in einem Pflanzenorgan neue geotropische Wirkungen auslöst, wie es der Fall ist, wenn diageotropische Rhizome unter dem Einfluss von Licht positiv geotropisch sich dem Erdmittelpunkt zuwenden. Ich führte dazu aus, dass dies nur geschehen könnte mittels einer durch das Licht veranlassten Umänderung in dem Empfangsapparat für den geotropischen Reiz. Pfeffer hatte die Berechtigung dieser Unterscheidung einer heterogenen Induction mit dem Hinweis bestritten[1]), dass bei jeglicher Reizauslösung verschiedenartige Einwirkungen betheiligt seien und dass es nicht zulässig sei, die gegenseitige Beeinflussung zweier Reizwirkungen als einen selteneren Fall anzusehen. So sei u. a. der Reiz der Wärme bei jeder heliotropischen Auslösung im Spiel, die ohne Wärme, Sauerstoff und andere „integrirende Lebensreize“ nicht stattfinden könne. — Man wird aber aus meinem Beispiele entnehmen können, dass ich keineswegs jedwede gegenseitige Beeinflussung zweier Reizwirkungen im Allgemeinen als heterogene Induction bezeichnen wollte, sondern jene ganz bestimmten, im Einzelnen von mir namhaft gemachten Fälle im Auge hatte, wo keine quantitative Beeinflussung in den Reactionen sich kreuzender oder combinirender Reize, sondern die qualitative einer völligen Umstimmung vorliegt[2]).

Wärme, Sauerstoff und andere integrirende Lebensreize übernehmen schon bei einer lediglich heliotropischen Reaction die nothwendige Rolle, dass sie dem, vom Lichte inducirten Auslösungs-

1) Reizbarkeit, p. 22, 24, Anm.
2) Sinnesleben, p. 88.

vorgang überhaupt den Verlauf ermöglichen. Sie thun das quantitativ, je nach dem Ausmaasse zwischen Minimum, Optimum und Maximum, in dem sie geboten sind. Anfang und Ende der Bewegung hängt von ihrer Fortdauer aber nicht ab, sondern sind Qualitäten, welche nur durch die Lichtwirkung bestimmt werden. Wenn aber andererseits unter den gleichen allgemeinen Reactionsbedingungen das Licht keine heliotropische, sondern eine geotropische Reaction auslöst, welche vom Gravitationsreiz bezüglich der Ruhelage regulirt wird, so liegt da meiner Ansicht nach offenbar ein anders gearteter Eingriff des Lichtes in die Auslösungsvorgänge vor, als im ersten Falle: Wenn das Licht keinen auf dieses abgestimmten heliotropischen Apparat in Action setzt, sondern statt dessen den geotropischen zur Erreichung einer neuen geotropischen Ruhelage in Thätigkeit setzt, so kann dies nach dem oben gesagten nur geschehen durch Alteration der geotropisch reizbaren Structur. Beiderlei Vorgänge, Auslösung einer heliotropischen Reaction mit fixer Lichtlage, veranlasst durch Lichtreiz und ermöglicht durch integrirende Lebensreize, und andererseits Auslösung einer geotropischen Reaction mit fixer Erdlage, veranlasst durch Lichtreiz, dabei regulirt vom Gravitationsreiz und ermöglicht durch integrirende Lebensreize, lassen sich gewiss, wie es Pfeffer hervorhebt, unter dem allgemeinen Gesichtspunkte altbekannter gegenseitiger Beeinflussung und des Zusammenwirkens von Reizen in einer Reaction zusammenfassen und betrachten. Gegenüber einem solchen generellen Standpunkte, den Pfeffer betont[1]), lässt sich im Besonderen aber doch wohl der erste Vorgang von dem letztgenannten zweckmässigerweise und mit guten Gründen unterscheiden.

Wenn dagegen Licht und Schwerkraft mit den allgemeinen Reactionsbedingungen so zusammenwirken, dass heliotropische und geotropische Auslösungen sich im Erfolge combiniren oder bekämpfen, so erblicke ich darin kein Beispiel für heterogene Induction, für welche mir das maassgebende Hereinziehen eines die Qualität der Reaction beeinflussenden, oft ganz heterologen Reizes ausschlaggebend ist.

Auf eine generelle Behandlung der Frage kam es mir bei Betonung gerade des besonderen Zusammenhanges im Einzelnen und des damit zusammenhängenden Begriffes der heterogenen

1) l. c., p. 22; vergl. auch Anm. auf p. 499.

Induction gar nicht an, sondern lediglich auf eine Erklärung des Verhaltens diesbezüglicher Beispiele, wo es, sich um Richtungsreize handelnd, möglich ist, den Grund für das secundäre Hereinziehen des heterologen Reizes in der Umlagerung seiner reizbaren Structur nachzuweisen [1]).

Czapek hat sich auch hier mit den eben angeführten Verhältnissen und Hinweisen nicht weiter sachlich abgefunden. Nachdem er darauf zurückverwiesen, dass, wie der sensible Apparat [2]) so auch der Bewegungsapparat bei den genannten Reizstimmungsänderungen nicht afficirt würde, da dieser bei localer Einwirkung des betreffenden Reizes nicht anders als sonst reagirt, zieht er den Schluss, dass die Veränderung einsetze im Uebertragungsmechanismus zwischen sensibler und motorischer Sphäre, bezw. im „Reflex-Centrum." Er bezeichnet es hierauf als einen Fehlgriff, wenn ich „die Wirkung äusserer Factoren auf Orientirungsbewegungen als heterogene Induction und als selteneres Vorkommniss hervorgehoben wissen" wollte. Die Wirkung äusserer Factoren auf Orientirungsbewegungen als heterogene Induction und als selteneres Vorkommen hervorzuheben, ist mir natürlich niemals eingefallen.

---

1) In meinem „Sinnesleben" habe ich bereits betont, dass ich mit den allgemeinen Lebensbedingungen (Wärme, Sauerstoff etc.) selbstverständlich, als gegeben, rechnete, da nur gegebene vollendbare Reactionen für mich in Betracht kamen. Ich habe ausserdem darauf aufmerksam gemacht, zur Rechtfertigung meiner Definition, dass man die Wärmeschwingungen als jederzeit nöthige, formale Allgemeinbedingung zum Unterschied von ihrer specifischen Reizwirkung beim Thermotropismus oder von ihrer heterogen-inductorischen Wirkung auf die Lichtstimmung der Schwärmsporen zur Zeit meiner Ausführungen über heterogene Induction in der botanisch-physiologischen Nomenklatur und Begriffsfassung nicht als besonderen „Reiz" mitzählte. Die auf diesem Standpunkt fussende allgemein übliche Unterscheidung zwischen autonomen, als von äusseren „Reizen" unabhängige, und paratonischen oder inducirten Bewegungen müsste sofort fallen gelassen werden, wenn man hierbei die Wärme einen äusseren Reiz und nicht eine allgemeine Reactionsbedingung nennen wollte. Es lag für mich damals keine Veranlassung vor, den conventionellen Boden zu verlassen und mit den allgemeinen Lebensbedingungen als distincten Reizen bei meinen Definitionen zu rechnen. Thut man dies aber nach dem Vorgange von Pfeffer und mit Recht, dann bleibt trotzdem das Kriterium für heterogene Induction in der qualitativen Beeinflussung, im Hereinziehen eines heterologen Reizes, durch Alteration dessen Perceptionsapparates, bestehen.

2) l. c., p. 294. Wie erinnerlich sein wird, gründet sich diese Angabe auf die Uebereinstimmung im gröberen anatomischen Bau der Wurzelspitzen bei orthotropen und plagiotropen Wurzeln.

„Die Wirkung von Licht, Wärme, Gravitation auf den Reflexvorgang unter besonderen Bedingungen", führt Czapek fort, „darf man natürlich eben so wenig von den Erscheinungen ‚unter natürlichen Verhältnissen' als distincten Vorgang unterscheiden," er unterscheidet sie jedoch im selben Athem von den „Erscheinungen unter natürlichen Verhältnissen" selbst als etwas Besonderes. Darauf hin wird dann mir noch der Vorwurf gemacht, ich hätte „vielfach das Durchkreuzen geo- und phototropischer Reactionsvorgänge verwechselt mit dem Einfluss von Lichtzutritt ohne jede phototropische Reizung," während sich doch meine ganze heterogene Induction gerade darum in der Hauptsache dreht.

Entgegen seinen eigenen Versicherungen erkennt Czapek denn auch in praxi die eigenartige Wirkungsweise, wie ich sie bei der heterogenen Induction unterschieden hatte, als distincten Vorgang wiederholt an, so wenn er p. 263/264 sagt: „Es ist klar, dass diese Reizstimmungsänderung nicht in Beziehung zu bringen ist mit den Reizwirkungen, welche das Licht als directe Reizursache auf den *Marchantia*-Thallus entfaltet." Dasselbe geht weiter aus dem Umstande hervor, dass er auf die Fälle meiner heterogenen Induction[1]) den besonderen Namen der „dynamischen Aniosotropie" anwendet. Auch Czapek sieht sich also gezwungen, einen

1) Pfeffer hat in der neuen Auflage seiner Pflanzenphysiologie (Th. I, p. 18, 1897) den Ausdruck „heterogene Induction" acceptirt, fasst den Begriff aber anders und allgemeiner, als ich es gethan habe. Es heisst dort: „Eine correcte Methodik wird natürlich bei Constanz der anderen Factoren die Wirkung eines einzelnen oder einiger Reize studiren und in diesem Sinne darf man von einfacher oder combinirter Reizung (Induction) oder von isogener und heterogener Induction reden." Ohne etwas principiell Neues vorbringen zu wollen, hatte ich mit meiner heterogenen Induction, auch nur im Sinne einer correcten Methodik, einen Unterschied innerhalb der combinirten Reizungen selbst gemacht, indem ich, wie oben erörtert ist, unterschied zwischen einem Zusammenwirken, wobei sich die von den verschiedenen Reizen gleichzeitig oder nacheinander ausgelösten Reactionsketten combiniren oder kreuzen und einem solchen, wo ein primärer Reiz ursächlich einen secundären, heterologen, in die Action hineinzieht und ihn durch Alteration seines perceptiven Apparates zur Auslösung, oder ökologisch-teleologisch betrachtet, in seinen Dienst zwingt. Besonders deutlich geht dieses Verhältniss aus den A. Fischer'schen Untersuchungen über Schlafbewegungen hervor, die bei manchen Pflanzen das Ergebniss einer ausschliesslich photisch ausgelösten Reactionskette sind, bei anderen aber das Ergebniss einer geotropischen Reaction mit geotropisch bestimmter Ruhelage, die vom Lichtreiz in die Action gezogen wird. Den Unterschied zwischen isogener (homogener) und heterogener Induction, wie ich ihn auffasste, könnte man also auch in der Weise ausdrücken: Bei der heterogenen Induction löst ein Reiz nicht eine von ihm un-



feineren principiellen Unterschied zwischen den directen Reizwirkungen und den Vorgängen bei der Umstimmung zu machen mit resultirender heterologer Auslösung. Nur sucht er die Vermittlung nicht logisch in der Alteration und Veränderung der reizempfänglichen Structur des secundär hereingezogenen Reizes, sondern in der Alteration eines angenommenen „Reflex-Centrums" oder der Uebertragung des aufgenommenen Reizes auf das motorische Organ. Wie es aber zugeht, dass diese in secundären Processen sich abspielende Alteration bei einer bestimmten Ruhelage, in der die Aussenwelt doch nur mit dem reizempfänglichen Apparat in maassgebender Beziehung steht, zum Abschluss kommt, diesen Nachweis ist Czapek, wie erwähnt, schuldig geblieben.

Was Czapek also über den Reizzustand der Ruhelage, über Umstimmung und die damit zusammenhängenden Vorstellungen der dynamischen Anisotropie sagt, lässt sich bei consequenter Durchführung und Prüfung eben so wenig in harmonischen Zusammenhang mit dem Thatbestand bringen, wie seine Hypothese von der Druckdifferenzempfindlichkeit als Ursache des geotropischen Reizes.

Auf eine Reihe weiterer Ausführungen einzugehen, mit denen sich Czapek auf einen besonderen Standpunkt und, wo es sich um Abweichungen handelt, in scharf ausgesprochenen Gegensatz zu den von mir gewonnenen Ueberzeugungen stellt, verzichte ich hier, da sie mehr nebensächlicher Natur sind und da, wie ich fürchte, die für eine gründliche Orientirung nothwendige intensive und extensive Behandlung der Hauptfragen eines allerdings sehr interessanten und viel behandelten physiologischen Problems, die Geduld des Lesers schon allzusehr in Anspruch genommen hat.

---

mittelbar abhängige Reactionskette, sondern zunächst eine veränderte Perception eines anderen heterologen Reizes mit dessen Reactionskette aus. In der oben gegebenen Erklärung für das ursächliche Hereinziehen des secundären Reizes, in Verbindung mit Untersuchungen über gewisse, logischen Schlussfolgerungen zugängliche Eigenschaften der reizbaren Structuren für Richtungsreize, sehe ich den Schwerpunkt meiner damaligen Ausführungen, nicht in einer generellen Betrachtung, wie sie Pfeffer im Auge hat. Der Name war mir nur Hilfsmittel. Wenn das nicht klar genug aus meinem Schriftchen hervorging und zu Missverständnissen Anlass gab, so liegen diese, was die „heterogene Induction" betrifft, soviel ich Pfeffer's Einwendungen entnehme, auf dem rein methodologischen, formalen Gebiete der subjectiven Begriffsfassung.

Es sind uns also, auch unter dem von Czapek neu gewonnenen empirischen Material, keine Thatsachen begegnet, welche nicht im Einklang ständen mit den aus einer empirischen Abgrenzung und Orientirung der Reizfelder [1]) abgeleiteten Anschauungen über gewisse Eigenschaften der geotropisch reizbaren Structur, wie sie in der „Heterogenen Induction" entwickelt worden sind. Die inzwischen neu aufgefundenen Thatsachen ordnen sich logisch und zwanglos ein, waren zum Theil, wie u. a. die vertikalen labilen Ruhelagen der orthotropen wie der plagiotropen Organe und die invers vertikale Ruhestellung der dorsiventralen Gebilde, daraus ableitbar und vorauszusehen. Nur in einem untergeordneten Punkte hat nach den neueren Ergebnissen eine Correctur einzutreten. Ich hatte auf Grund gleichlautender vorhandener Angaben angenommen, dass die Maximalgrösse der geotropischen Reizung orthotroper Organe eintrete in der Horizontallage und deshalb die Maximalempfindlichkeit in das Centrum des geotropischen Reizfeldes verlegt. Nach Czapek's u. a. neueren abweichenden Angaben müsste man sich die Stelle der Maximalempfindlichkeit (sozusagen den „gelben Fleck") statt um 90° um ca. 135°, und zwar von der stabilen Ruhelage entfernt denken [2]).

Wenn man daher über die Feststellung des vielgestaltigen rohen Thatsachenmaterials einstweilen schon einmal hinausgehen will und fragen, welche unserer directen Wahrnehmung nicht zugänglichen Verhältnisse demselben gemeinsam bezw. unterschiedlich zu Grunde liegen können, so wird man vorläufig noch am besten in Uebereinstimmung mit den bekannten Thatsachen bleiben und im Voraussehen des Verhaltens der Pflanze unter neuen ungewohnten Verhältnissen am sichersten gehen, wenn man aus dem charakteristischen Verhalten empirisch die Lage und Abgrenzung der Reizfelder feststellt und diese als den gegebenen Ausdruck einer unbekannten geotropisch-reizbaren Structur betrachtet. Unter Berücksichtigung und Benutzung variabler Verhältnisse wird man dann zu weiteren Rückschlüssen auf manche Eigenschaften dieser reizbaren Structur in Stand gesetzt werden können. Solche variablen Verhältnisse liegen einerseits bei directen, andererseits bei den indirecten Aus-

---

1) Ueber das „Reizfeld" vergl. „Heterogene Induction" p. 19, und „Sinnesleben" p. 83.

2) Es wäre interessant festzustellen, ob dasselbe Resultat erzielt würde, wenn, wie es sich leicht ermöglichen lässt, stabile und labile Ruhelagen vertaus[illegible]

lösungen der heterogenen Induction vor, wo, wie es sich ergab, die reizbare Structur für den secundär hereingezogenen Reiz eine bestimmte Veränderung, und zwar eine Umlagerung, erfahren muss.

VIII. Ueber eine mögliche Structur der geotropisch-reizbaren Empfangs-Vorrichtung.

Ueber die Art, wie der geotropische Empfangsapparat beschaffen sein könnte, um die Wirkungen der Gravitation zu ermöglichen, die wir in dem verschiedenartigsten Verhalten und Charakter der geotropischen Pflanzenorgane feststellen, war es mir in der „Heterogenen Induction" nicht möglich, eine befriedigende Vorstellung zu gewinnen. Nur so viel schien mir sicher, dass in dieser Structur das Gewicht die maassgebende Rolle spielt, derart, dass verschiedene Effecte in derselben erzielt werden, je nach der Richtung, in welcher das Gewicht auf ihren zur Organachse selbst fest orientirten Aufbau wirkt. Man wird wegen der voraussichtlichen Kleinheit dieser Structurverhältnisse im Plasma zunächst an möglichst einfach construirte Vorrichtungen zu denken haben[1]).

Für orthotrope Organe könnte, wie ich l. c. ausgeführt habe, eine Gewölbestructur durch die Richtung der Schwerkraft unter verschiedenen Neigungswinkeln different afficirt werden und so die Auslösung bezüglicher Reactionen vermitteln. Es war aber nicht möglich, das Verhalten der plagiotropen Pflanzentheile damit in Einklang zu bringen und so sah ich mich[2]) zu der unumgänglichen Vorstellung gedrängt, „als ob zur Ermöglichung der hier stattfindenden Reizvorgänge wirklich specifisch schwerere Theile mitwirken müssten," wie etwa bei den sog. „Otocysten" der niederen Thiere, die ich damals schon im Anschluss an Chun und Engelmann als Sinnesorgane für die Wahrnehmung der Gravitationsrichtung betrachtete[3]).

Analog dem Bau einer thierischen „Otocyste" könnte die Empfangsvorrichtung für den geotropischen Richtungsreiz in der

1) Het. Ind., p. 44, 45.

2) l. c., p. 42 ff.

3) Diese damals noch bestrittene Function dürfte durch eine Anzahl in den letzten Jahren erschienener zoologisch-physiologischer Experimental-Untersuchungen jetzt unzweifelhaft anerkannt sein.

Pflanze nun recht wohl in Form einer Centrosphäre mit einem Centrosom, von anderem specifischen Gewicht als deren Saftraum, gegeben sein. Dabei würde es nur nothwendig sein, dass die Wandung der Centrosphäre für die Druckrichtung des Centrosoms local verschieden empfindlich wäre. Wäre der Druckreiz des Centrosoms auf gewisse Stellen der Centrosphärenwand functionell etwa mit der Auslösung von Förderung der Wachsthumsvorgänge, der auf anderen Stellen aber mit Auslösung von Wachsthumshemmung verknüpft, wobei neutrale Punkte, ohne Alteration der gegebenen Wachsthumsverhältnisse, dazwischen die Ruhelagen ermöglichten, so hätten wir in der That einen äusserst einfachen, dabei aber ebenso vollkommen allen Anforderungen gewachsenen geotropischen Sinnesapparat. Es hinge nur von der Lage und Begrenzung der die Förderung bezw. Hemmung auslösenden Abschnitte der Kugelfläche und ihren neutralen Grenzstreifen ab, welche geotropische Stellung das reizbare Organ annehmen würde — ob es orthotrop, plagiotrop, radiär oder dorsiventral, positiv oder negativ reagiren, ob es linkswindende oder rechtswindende Bewegung annehmen würde. Die reizbaren Theile der Hohlkugelfläche müssten sich in diesem Falle nach Lage und Begrenzung mit meinen empirisch festgestellten „Reizfeldern“ vollkommen decken.

Man muss, wie früher schon einmal von mir ausgeführt wurde [1]), annehmen, dass der für die geotropischen Bewegungen maassgebende Sinnesapparat fixe Orientirung zur Organachse behält, dass er also bei der häufigen Beweglichkeit des Körnerplasmas nur in der ruhenden Hautschicht die Bedingungen für seine zweckmässige Function findet. Dabei ist es nicht nöthig, dass er sichtbare Dimensionen erreicht. Es ist deshalb unwahrscheinlich, dass die bei Zelltheilungen beobachteten Centrosphären mit Centrosomen [2])

---

1) Naturw. Rundschau, 1888, No. 4 u. 5, Het. Ind., p. 53.

2) A. Fischer hat in seinem Buche über „Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas“ Jena 1899, jüngst nachgewiesen, dass „Spiegelfärbungen“ und andere Kunstproducte der Tinction und Präparation Centrosphären mit Centrosomen unter Umständen vortäuschen können. Wenn auch nun nicht alles, was so aussehen kann, wirkliche Centrosphären bezw. Centrosome sind, so ist damit nicht auch gesagt, dass alles Spiegelfärbung ist, was wie eine Centrosphäre aussieht. Man muss, wenn auch nicht in allen Fällen, wo sie beschrieben worden sind, doch zumal da, wo die Beobachtung am noch ungefärbten Objecte sie schon zeigt, auch die Existenz wirklicher Centrosphären und Centrosome zugeben.

mit der Perception des Schwerkraftreizes für ganze Organe der Pflanze betraut sind[1]).

Da die plasmatische Substanz zur Ausbildung centrosphärenartiger Gebilde augenscheinlich geneigt ist und derartige Bildungen einen, zur Wahrnehmung der Gravitationsrichtung vorzüglich geeigneten Bau besitzen, so ist, zusammen mit allem anderen, was dafür sprechen könnte, der Gedanke, meiner Ansicht nach, nicht von der Hand zu weisen, dass mit Hilfe solcher physiologisch entsprechend ausgestatteter Gebilde die geotropischen Reize aufgenommen und durch so mannichfache Bewegungen bezw. Ruhelagen, nach gewissen daraus folgenden Regeln, zweckmässig beantwortet werden können. Ich wüsste wenigstens keine einzige Erscheinung namhaft zu machen, die sich nicht vollkommen mit einer solchen Einrichtung im Einklang befände, andererseits aber keine andere, einigermaassen einfache Structur anzugeben, welche den gegebenen und thatsächlich erfüllten Anforderungen in so einfacher und dabei zugleich so vollkommener Weise zu entsprechen vermöchte.

Die wichtigsten Ergebnisse.

Als die wichtigsten Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung sind hervorzuheben:

1. Der Klinostat schliesst nicht jegliche geotropische Reizwirkung aus; er verwandelt vielmehr den einseitigen Gravitationsreiz in einen intermittirenden allseitigen. — Bei allseitig gleich reactionsfähigen (radiären) Organen werden damit geotropische Krümmungen ausgeschlossen, nicht aber bei nicht allseitig gleiche Reactionsfähigkeit besitzenden (dorsiventralen) Gebilden, welche auch auf dem Klinostat geotropischen (pseudo-epinastischen) Krümmungen unterworfen sind.
2. Der geotropische Reiz wird nicht in Form von Radialdruckdifferenzen im Czapek'schen Sinne von der Pflanze percipirt.

---

1) Dass sie „Kraftcentren“ seien, ist mir, bei ihrer Winzigkeit gegenüber der Masse von bestimmt sich um sie gruppirender Materie, sehr unwahrscheinlich. Eher könnten sie immerhin eigens dazu bestimmte Sinnesapparate sein, welche der Theilungsebene bezw. Theilungswand eine, je nach der Orientirung ihrer Reizfelder, bestimmte Orientirung durch die ausstrahlenden Fasern induciren. Welcherlei Art die auf sie einwirkenden Reize sein könnten, lasse ich hier unerörtert.

Sowohl das Verhalten orthotroper wie plagiotroper, radiärer und dorsiventraler Organe steht mit dieser Hypothese in Widerspruch.

3. Durch blosse Rollung und Faltung werden dorsiventrale Organe noch nicht orthotrop. Ihr Orthotropismus ist vielmehr auf eine geotropische Umstimmung zurückzuführen. Die häufige Rollung und Faltung solcher Organe ist aus ökologischen Gesichtspunkten verständlich.
4. Auf künstlich erzeugte Radialdruckdifferenzen reagirt die Pflanze niemals mit „geotropischen" Krümmungen.
5. Die von Czapek beschriebenen Reactionen des Zellinhalts geotropisch gereizter Wurzelspitzen stehen mit den Processen der Reizaufnahme nicht in engerem Zusammenhang.
6. Bei der Einstellung bewegungsfähiger Organe muss unterschieden werden zwischen der „Gleichgewichtsstellung" und der „Ruhelage" gegenüber dem einheitlichen Richtungsreiz.
7. In der „Ruhelage" selbst ist die auslösende Wirkung des maassgebenden Richtungsreizes gleich Null. Die Ruhelage ist nicht das fixirte Ergebniss darin fortdauernder Reizung, sondern eine ungereizte neutrale Stellung, welche durch stete Correction jeder Abweichung gewährleistet wird.
8. Wiewohl die veränderte Reaction gegen einen Reiz im Allgemeinen aus jeder Aenderung irgendwelcher für den Verlauf maassgebender Factoren resultiren muss, so ist es doch eine logisch unumgängliche Forderung, dass solchen Reizstimmungsänderungen, welche zu einer veränderten Ruhelage gegen Richtungsreize führen, eine maassgebliche Veränderung in der reizempfänglichen (sensiblen) Structur selbst vorangehen muss.
9. Besteht die Wirkung eines primären Reizes in der Veränderung einer reizempfänglichen Vorrichtung, wodurch secundär ganz heterologe Reize ursächlich in die Reaction hineingezogen werden können, so lässt sich dieses Verhältniss als „heterogene Induction" anders verlaufenden Inductionen gegenüberstellen.
10. Die Aufnahme des geotropischen Reizes und die Vermittelung der entsprechenden Auslösungen könnten, entsprechend dem Bau einer thierischen „Otocyste", durch eine Centrosphäre mit Centrosom in der einfachsten und vollkommensten Weise vermittelt werden. Es giebt keine andere Structur, welche allen Anforderungen in gleich einfacher und voll-

kommener Weise genügen und den thatsächlich beobachteten Erscheinungen besser zu entsprechen vermöchte. Dabei hinge es nur von der Lage und Begrenzung der Förderung bezw. Hemmung auslösenden Abschnitte der Kugelfläche und ihren neutralen Grenzstreifen ab, welche geotropische Stellung das reizbare Organ einnehmen würde — ob es orthotrop, plagiotrop, radiär oder dorsiventral, positiv oder negativ reagiren, ob es linkswindende oder rechtswindende Bewegung annehmen würde. Die reizbaren Theile der Hohlkugelfläche müssten sich in diesem Falle nach Lage und Begrenzung mit den empirisch festgestellten „Reizfeldern" decken.

Botan. Institut der Landw. Akademie Poppelsdorf.

October 1899.

Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln.

Von

H. O. Juel.

Mit 7 Textfiguren in Zinkotypie.

Dass Plasmodien sich einem in ihrem Substrate laufenden Wasserstrome entgegen bewegen, wurde zuerst durch Schleicher's von Strasburger[1]) mitgetheilte Untersuchungen bekannt. Jönsson[2]) publicirte über diesen Gegenstand eine vorläufige Mittheilung und führte hier für diese Art von Erscheinungen den Namen Rheotropismus ein. Ein kurz nachher erschienener Aufsatz von Stahl[3]) enthält auch Untersuchungen über den Rheotropismus der Plasmodien. Später ist indessen diese Terminologie in der Weise verändert worden, dass diese locomotorischen Bewegungen rheotaktisch genannt werden.

Rheotropische Bewegungen im engeren Sinne, d. h. durch einen Wasserstrom hervorgerufene Krümmungsbewegungen wachsender Pflanzentheile, wurden von Jönsson beobachtet und im erwähnten Aufsatze beschrieben. Hyphen von *Phycomyces* und *Mucor* wuchsen in der Richtung des Wasserstromes, aber mit demselben, zeigten sich also negativ rheotropisch. *Botrytis cinerea* verhielt sich dagegen vorwiegend positiv rheotropisch.

Die Wurzeln, welche Jönsson in dieser Beziehung untersuchte, zeigten dagegen allgemein positiv rheotropische Richtungs-

1) Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878, p. 71.

2) Jönsson, Der richtende Einfluss strömenden Wassers auf wachsende Pflanzen und Pflanzentheile (Rheotropismus). Berichte der Deutsch. bot. Ges., Bd. I, 1883, p. 512.

3) Stahl, Zur Biologie der *Myxomyceten*. Bot. Zeit., Bd. XLII, 1884, p. 145

bewegungen. Er leitete aus der Wasserleitung einen Wasserstrom durch eine Wanne und befestigte Keimpflanzen von Mais mit gerade gewachsenen Wurzeln über derselben in einer Reihe, sodass die Wurzeln vertikal ins Wasser tauchten. Das Resultat war, dass die Wurzeln sich gegen den Wasserstrom krümmten. Wenn die Wurzeln dann umgekehrt wurden, so machten sie eine entgegengesetzte Krümmung, sodass die Spitze wieder gegen den Strom gerichtet wurde. Auch in horizontaler Lage befestigte Keimlinge richteten immer ihre Wurzelspitzen gegen den Strom. Die Nebenwurzeln verhielten sich im Ganzen ebenso wie die Hauptwurzeln. Als andere Objecte, welche diese Krümmungen besonders evident zeigen, werden Roggen und Weizen angeführt. Aber auch mit Pflanzen aus anderen Familien konnte er dieselben Resultate erzielen.

Die eben kurz referirten Thatsachen waren die einzigen, die über den Rheotropismus der Wurzeln publicirt worden waren, als Herr Geheimrath Pfeffer mir vorschlug, im Sommersemester 1899 einige weitere Untersuchungen über dieses Thema vorzunehmen. Ich ergriff gern die Gelegenheit, auf einem bisher so wenig betretenen Gebiete zu arbeiten. Herrn Geheimrath Pfeffer bin ich für die Anregung und Belehrung, die mir während der Arbeit zu Theil wurden, sowie für die grosse Zuvorkommenheit, mit der er die dazu nöthigen Apparate seines Institutes zu meiner Verfügung stellte, zum grössten Dank verpflichtet.

Nach dem Abschlusse meiner Untersuchungen ist noch eine Abhandlung über den Rheotropismus erschienen, von Alfr. Berg[1]) in Lund verfasst. Hier werden zwei andere Methoden für die Anstellung rheotropischer Versuche beschrieben. Der Verfasser beschreibt die rheotropische Krümmung der Maiswurzel genauer und hat Messungen derselben ausgeführt. In einigen Fällen hat er bei niedriger Temperatur des Wasserstromes vorwiegend Krümmungen mit dem Strome bekommen, welche er geneigt ist, als negativ rheotropische aufzufassen. Er hebt hervor, dass die Wirkungen des Geotropismus durch den Rheotropismus nicht so vollkommen unterdrückt werden, wie Jönsson angegeben hatte, indem am terminalen Theil der Wurzel eine „geotropische Gegen-

1) Berg, Studien über Rheotropismus bei den Keimwurzeln der Pflanzen. I. Allgemeine Untersuchungen. Lund's Universitets Årsskrift, Bd. XXXV, Afd. 2, No. 6, 1899.

krümmung“ ausgeführt wird. Es wird nachgewiesen, dass bei Umkehrung der Stromrichtung die zuerst stattfindende Abwärtskrümmung zur Vertikalstellung schneller vor sich geht, als die dann eintretende Aufwärtskrümmung in die Horizontalstellung, und dies wird aus dem Einflusse des Geotropismus erklärt. Endlich werden allgemeine Erwägungen über den Rheotropismus und besonders über dessen Verhältniss zum Geotropismus gebracht.

Berg hat in seinen Versuchen die geradlinige Bewegung des Wassers durch eine kreisförmige ersetzt. In seinem ersten Apparate stand indessen das Wasser still, und die Keimlinge waren an einem horizontal liegenden rotirenden Rade befestigt. In seinem zweiten Apparate dagegen stehen sowohl das Wassergefäss wie die Keimlinge still, aber das Wasser wird durch eine ebenso einfache wie sinnreiche Vorrichtung in kreisende Bewegung gesetzt. Aus einem höher gelegenen Reservoir mit Wasser von passender Temperatur wird mittels eines in eine horizontal stehende dünne Spitze ausgezogenen Glasrohres ein Wasserstrom in ein rundes Glasgefäss geleitet, wobei die Kraft des Stromes die ganze Wassermasse in gleichförmige Rotation setzt. Die Schnelligkeit der Bewegung kann durch höhere oder niedrigere Lage des Reservoirs regulirt werden, und die Richtung des Stromes lässt sich durch einfache Drehung des Glasrohres leicht umkehren.

Nachdem durch den Aufsatz Jönsson's die rheotropischen Erscheinungen bei den Wurzeln bekannt geworden, sind im Leipziger botanischen Institute Vorlesungsversersuche zum Darstellen rheotropisch gekrümmter Wurzeln schon oftmals ausgeführt worden. Die Methode, welche Geheimrath Pfeffer dabei in Anwendung brachte, ist indessen eine andere als die von Jönsson beschriebene, aber stimmt auch nicht mit den von Berg angewandten überein. Der Wasserstrom wurde nämlich dadurch erzeugt, dass ein grosses rundes Glasgefäss, mit Wasser gefüllt, auf einem Klinostaten in Rotation gesetzt wurde. Ein Glasstab, auf dem eine Anzahl durchbohrte Korkscheiben in gleichen Entfernungen aufgesteckt waren, wurde mittels eines Statives quer über das Gefäss befestigt, und an den Korkscheiben wurden die Keimlinge mit Nadeln gesteckt, sodass die Wurzeln ins Wasser vertikal eintauchten.

Der ursprünglichen Jönsson'schen Methode gegenüber bieten die Apparate mit kreisförmiger Bewegung mehrere Vortheile dar. Die Wassermasse bewegt sich überall gleichmässig, die Bewegung ist keinen Schwankungen unterworfen und kann daher ziemlich

genau angegeben werden. Endlich hat man auch den Vortheil, dass die Schnelligkeit des Stromes in verschiedenen Abständen vom Centrum der Gefässe verschieden ist, sodass in jedem einzelnen Versuche die Einwirkung verschiedener Ströme beobachtet werden kann.

Der Pfeffer'sche Apparat wurde nun in allen meinen Versuchen in Anwendung gebracht. Um aber in jedem einzelnen Versuche mehrere unter einander gleiche Objecte zu haben, benutzte ich als Träger der Keimlinge statt eines quer über dem Gefässe liegenden Glasstabes einen Träger mit sechs horizontalen, vem Centrum radiirenden Armen, aus starkem Messingdraht verfertigt. Die Arme des Trägers trugen je drei, in gleichen Entfernungen vom Centrum aufgesteckte, paraffinirte Korkscheiben. Achtzehn Keimlinge konnten also auf einmal zu einem Versuche verwendet werden. Die Einwirkung drei verschiedener Stromschnelligkeiten konnte in jedem Versuche beobachtet werden, wobei je sechs Keimlinge demselben Strom ausgesetzt waren.

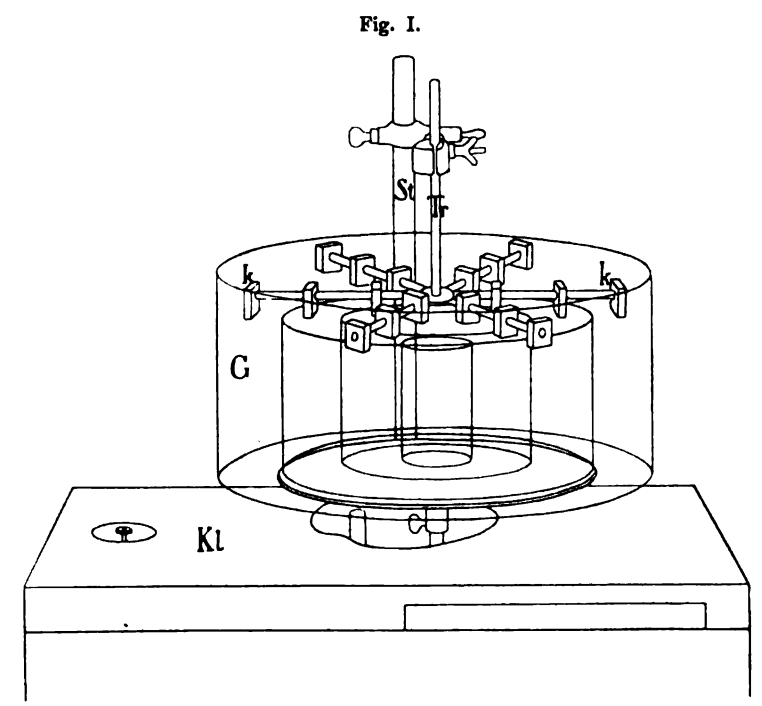
Als aber die Versuche in dieser Weise ausgeführt wurden, stellte es sich bald heraus, dass die Wassermasse dabei zuweilen in unregelmässige Bahnen strömte, zuweilen aber sich fast gar nicht bewegte, offenbar weil die verhältnissmässig zahlreichen ins Wasser eintauchenden Wurzeln Verschiebungen und Hemmungen des Stromes verursachten. Der Apparat wurde daher in folgender Weise verbessert: Drei andere Glasgefässe von geringerer Höhe und mit gleichmässig abnehmendem Durchmesser wurden in einander und dann im grossen Gefässe mit Siegellack befestigt. Die Durchmesser aller dieser Gefässe waren der Reihe nach ungefähr 24 cm, 16 cm, 9 cm und 3 bis 4 cm. Der Raum des grossen Gefässes wurde dadurch in drei, 3 bis 4 cm weite, concentrische Rinnen getheilt. Das innerste Gefäss sollte nur zur Begrenzung der ausserhalb desselben liegenden Rinne dienen. Der in dieser Art verbesserte Apparat ist in Fig. I abgebildet.

Durch diese Einrichtung war der Apparat in zweifacher Richtung verbessert worden. Erstens konnte das Wasser hier aus den concentrischen Bahnen nicht ausweichen, sodass Nebenströmungen vermieden wurden; und dann war die das Wasser bewegende Kraft, welche ja zunächst in der Reibung des Wassers gegen die Wände des rotirenden Gefässes zu suchen ist, erheblich vergrössert worden. Nach meiner Berechnung war die mit dem Wasser in Berührung stehende Fläche in dem grösseren Gefässe

allein 900 qcm, in dem ganzen Gefässcomplexe dagegen 1930 qcm. Es zeigte sich auch, dass die ins Wasser eintauchenden Wurzeln nunmehr die Strömung des Wassers nur sehr wenig hemmen konnten.

Um zu den Versuchen gute Keimlinge zu bekommen, wurden grössere Mengen von Samen in lockeren Sägespähnen mit der Mikropyle nach unten gekehrt angesetzt. Die Töpfe blieben während der Keimung mit einer Glasplatte bedeckt, um das Keimbett

Fig. I.



Aufriss des in den Versuchen angewendeten Apparates. *Kl* Klinostat; *St* Stativ; *Tr* Träger der Versuchsobjecte; *k* Korkscheiben; *G* Glasgefässcomplex.

genügend feucht halten zu können. Bei geringer Feuchtigkeit gewachsene Keimwurzeln führen nämlich sehr oft, sobald sie ins Wasser eingetaucht werden, kräftige Krümmungen aus. Unter den zahlreichen Keimlingen wurden nun solche ausgewählt, welche bei einer passenden Länge gerade gewachsen waren und diese Form auch nach dem Einlegen ins Wasser behielten. Die für diese Art von Versuchen günstigste Wurzellänge scheint mir bei *Vicia sativa* 2—3 cm, bei Mais 3—4 cm zu sein. Die Samen wurden auf

Nadeln gespiesst und diese in die Korke gesteckt. Dabei wurde darauf geachtet, dass die Nadel zur Symmetrieebene des Keimlings winkelrecht und mit der Stromrichtung parallel stand. Denn die autonomen Bewegungen, welche die Wurzeln oft ausführen, fallen zum grössten Theil in die Medianebene (Sachs'sche Krümmung) und mussten daher hier vorwiegend als Ein- und Auswärtskrümmungen auftreten, sodass sie nicht mit den rheotropischen verwechselt werden konnten. Die Samen wurden vor dem Anbringen auf dem Kork mit feuchter Watte umwickelt. Das Gefäss wurde dann mit zwei halbkreisförmigen, in der Mitte mit einem Ausschnitt zur Aufnahme des vertikalen Trägers versehenen Zinkscheiben zugedeckt, um das Austrocknen der Watte zu verhindern. Um endlich den heliotropischen Einfluss auszuschliessen, wurde das ganze mit einem Cylinder von dickem blauen Papier umgeben.

Die zu den Versuchen angewendeten Pfeffer'schen Klinostaten konnten auf verschiedene Rotationsschnelligkeiten regulirt werden, deren höchste ungefähr eine Umdrehung in der Minute betrug. Um einen noch schnelleren Strom zu bekommen, wurde ein Gefäss etwa von der beschriebenen Construction mit einem Heissluftmotor in Verbindung gesetzt. An dieser Vorrichtung konnte das Gefäss eine Umdrehung oder mehr in der Secunde machen, öfters wurde aber so regulirt, dass es nur ca. 20 Umdrehungen in der Minute machte.

Aus dem Radius, d. h. die Entfernung der Versuchswurzel vom Centrum des Gefässes, und der Drehschnelligkeit ist in jedem einzelnen Falle die Schnelligkeit des in Betracht kommenden Stromes leicht zu berechnen. Der schnellste Wasserstrom, der in Anwendung kam, machte ungefähr 0,8 m in der Sekunde, der langsamste 0,3 mm in der Sekunde. Indessen sind diese Werthe nicht exact und können es auch nicht sein. Denn die ins Wasser eintauchenden Wurzeln machen natürlich einen gewissen Widerstand gegen den Strom, und dieser Widerstand wächst während des Versuches, weil die Wurzeln länger werden. Die Stromschnelligkeit kann daher während des Versuches nicht constant bleiben, und es wäre auch schwierig, dieselbe exact zu messen. Hierauf ist indessen kein grosses Gewicht zu legen, weil es sich nur um Vergleiche handelt. Auch ist die in dieser Weise verursachte Hemmung immer nur geringfügig gewesen, wie ich mich durch Beobachtung kleiner im Wasser mitschwimmender Körperchen oft habe überzeugen können. Ich habe daher bei der Beschreibung

der Versuche die aus der Drehung der Gefässe berechnete Stromschnelligkeit angegeben und bemerke nur ein für alle Mal, dass die thatsächliche Stromschnelligkeit etwas geringer gewesen ist.

Versuche mit Wasserströmen verschiedenener Schnelligkeit.

Drei Pflanzenarten wurden zu meinen Versuchen verwandt, nämlich *Vicia sativa*, *Zea Mais* und *Vicia Faba*. Erstere Art hat sich als ein gegen den rheotropischen Reiz sehr empfindliches und sicher reagirendes Object gezeigt. Auch Mais reagirt öfters gut, *Faba* scheint dagegen nur unter gewissen Bedingungen gute Krümmungen auszuführen.

In den Tabellen über die hier als Beispiele angeführten Versuche bedeutet + eine Krümmung gegen den Strom, 0 keine Krümmung, — eine Krümmung mit dem Strome. Die Gradzahl giebt ungefähr den Winkel an, welchen die Wurzel am Ende des Versuches gegen die Lothlinie bildete. Auswärts- und Einwärtskrümmungen sind nicht in Betracht gezogen. Die Versuche werden mit denjenigen Nummern bezeichnet, die sie in meinen Protocollen führen.

Zuerst will ich die Versuche mit *Vicia sativa* beschreiben.

Versuch 22. Keimwurzeln von *Vicia sativa*. Am Heissluftmotor. 50—70 Umdrehungen in der Minute.

Nummer der Versuchspflanze	Berechnete Stromschnelligkeit in der Secunde	Krümmung nach 21 Stunden
1	57—80 cm	— 45°
2	„	— 30°
3	„	— 40°
4	„	— 25°
5	„	+ 25°
6	„	— 30°
7	42—58 cm	0
8	„	— 25°
9	„	— 40°
10	„	0
11	„	0
12	„	— 20°
13	26—36 cm	0
15	„	+ 40°
16	„	— 10°
17	„	+ 30°
18	„	+ 30°

Die Mehrzahl der in diesem Versuche ausgeführten Krümmungen gehen mit dem Strome. Krümmungen gegen den Strom zeigen sich hauptsächlich bei der geringsten Stromschnelligkeit, welche eben rheotropische Krümmung bei *Vicia sativa* hervorrufen kann.

Die Krümmungen mit dem Strome sind aber nicht ohne Weiteres als negativ rheotropisch zu bezeichnen. Die ziemlich dünnen Wurzeln von *Vicia sativa* werden, besonders wenn sie etwas länger werden, von einem so kräftigen Strome mechanisch gebeugt. Eine mechanische Biegung kann durch Wachsthum fixirt werden, und die hier auftretenden Krümmungen mit dem Strome können auf diese Weise entstanden sein. Wäre ein negativ rheotropischer Reiz hier vorhanden, so hätte man noch kräftigere Krümmungen erwarten müssen, weil die Kraft des Stromes sich dann damit summiren müsste. Der Versuch kann daher nicht einmal beweisen, dass mit einer Stromschnelligkeit von ca. $^1/_2$ Meter in der Secunde die obere Grenze der rheotropischen Empfindlichkeit bei *Vicia sativa* erreicht ist. Denn eine positiv rheotropische Krümmung könnte von den Wurzeln angestrebt sein, obgleich die Kraft des Stromes dieselbe verhindert hat in die Erscheinung zu treten. Es scheint mir daher wenigstens bei dieser Pflanze überhaupt nicht möglich zu sein, eine obere Empfindlichkeitsgrenze in Bezug auf die Stromschnelligkeit zu finden.

In mehreren Versuchen auf den Klinostaten, die zur Ausführung kamen, drehte sich das Gefäss ungefähr einmal in der Minute. Das Wasser bewegte sich dabei in der äussersten Rinne ungefähr 11 mm, in der innersten 4 mm in der Secunde. Die Mehrzahl der Wurzeln krümmten sich in diesen Versuchen gegen den Strom. Es wurde dann mit einer langsameren Drehung versucht, wobei das Gefäss sich einmal in 140 Secunden umdrehte. Auch jetzt krümmten sich die Wurzeln gut gegen den Strom, auch in der innersten Rinne, wo der Strom eine Schnelligkeit von nur 1,7 mm in der Secunde hatte. Endlich machte ich mit einer noch weit langsameren Bewegung einige Versuche, von denen einer hier angeführt und in Fig. VII theilweise abgebildet wird.

Versuch 56. Hauptwurzeln von *Vicia sativa*. Am Klinostaten. Eine Umdrehung in 14 Minuten. Temperatur 22° C.

Nummer	Anfängliche Wurzellänge	Stromschnelligkeit in der Secunde	Krümmung nach	
			6 Stunden	21 Stunden
1	25 mm	0,8 mm	+ 25°	+ 60°
2	25 „	„	+ 35°	+ 35°
3	20 „	„	+ 35°	+ 65°
4	27 „	„	+ 15°	+ 35°
5	27 „	„	+ 35°	+ 60°
6	27 „	„	+ 20°	+ 10°
7	22 „	0,5 mm	+ 35°	+ 30°
8	19 „	„	+ 20°	+ 40°
9	25 „	„	+ 20°	+ 45°
10	25 „	„	+ 30°	+ 55°
11	19 „	„	0	+ 25°
12	21 „	„	0	+ 40°
13	25 „	0,3 mm	— 25°	+ 60°
14	25 „	„	— 30°	+ 10°
15	25 „	„	— 15°	+ 60°
16	20 „	„	0	+ 60°
17	22 „	„	0	+ 25°
18	18 „	„	0	+ 20°

Die untere Reizschwelle ist auch mit dieser langsamen Strömung nicht erreicht. Auch ein Strom, der sich $^1/_3$ mm in der Secunde (20 mm in der Minute) bewegt, ruft ebenso kräftige Krümmungen hervor, wie die schnelleren Strömungen. Nur ist zu bemerken, dass bei jener langsamsten Strömung die rheotropische Reaction der Wurzeln später eingetreten ist, als bei der schnelleren Strömung von 0,8 mm in der Secunde. Diese Verlangsamung deutet wohl darauf, dass die Reizempfindlichkeit sich doch hier ihrer unteren Grenze nähert.

Ich gehe jetzt zu zu meinen Versuchen mit *Zea Mais* über. Mit dem Heissluftmotor machte ich zwei Versuche. Bei einer Stromschnelligkeit von ca. 50 cm in der Secunde waren die Resultate unsicher, aber bei 20 cm in der Secunde bekam ich deutliche Krümmungen gegen den Strom.

In Klinostatversuchen, wo das Gefäss eine Umdrehung in 1 bezw. $2^1/_3$ Minuten machte, und wo die grösste Stromschnelligkeit 11 mm, die geringste 3 mm in der Secunde betrug, krümmten sich die Mehrzahl der Wurzeln, wenigstens 67 %, gegen den Strom.

Als ich aber das Gefäss eine Umdrehung in 14 Minuten machen liess, bekam ich unsichere Resultate. Die Strombewegungen waren bezw. 0,8 mm, 0,5 mm und 0,3 mm in der Secunde. In einem

Versuche krümmten sich nur 33 %, in einem zweiten höchstens 56 % gegen den Strom.

Die rheotropische Empfindlichkeit der Maiswurzeln gegen so schwache Ströme scheint also ziemlich gering zu sein, vielleicht sind nicht alle Individuen gegen dieselben empfindlich. Indessen sei hier auch auf den unten angeführten Versuch mit geköpften Wurzeln in einem sehr langsamen Wasserstrome hingewiesen (Versuch 75).

Mais ist überhaupt für rheotropische Versuche ein recht gutes Object, wie Jönsson schon hervorgehoben hat. So gleichmässig und sicher wie *Vicia sativa* reagiren die Maiskeimlinge jedoch nicht. Die erzielten Krümmungswinkel sind indessen durchschnittlich grösser als bei *Vicia sativa*.

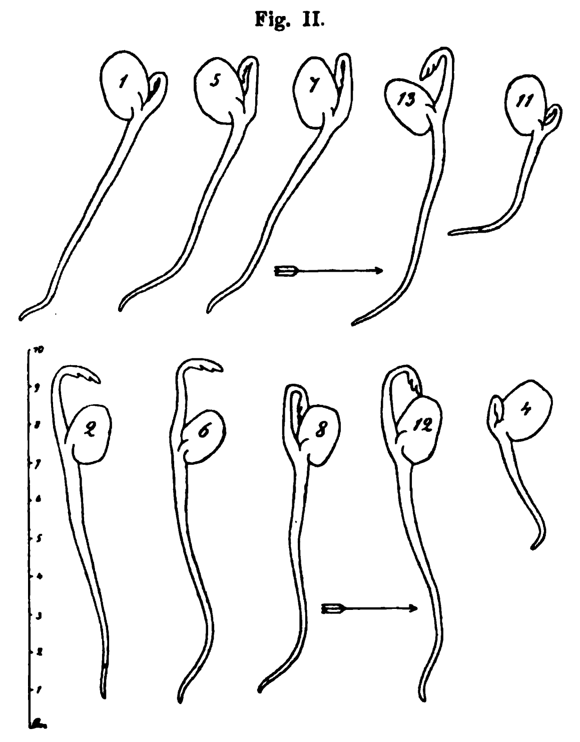
Mit der dritten Versuchspflanze, *Vicia Faba* (kleinsamige Varietät), bekam ich Anfangs, so lange ich die Keimlinge in der gewöhnlichen Stellung befestigte, keine guten Resultate. Die Keimwurzel und das Hypokotyl machen bei dieser Art energische Krümmungen in der Medianebene (die sogenannte Sachs'sche Krümmung) und es kam dabei oft vor, dass die Wurzelspitze während des Versuches gegen die Gefässwände zu stossen kam. Krümmungen gegen den Strom waren dagegen sehr wenig zu bemerken. Doch konnte ich wenigstens in einem Versuche am Heissluftmotor mit einer Wasserbewegung von etwa 7—20 cm in der Secunde eine schwache Krümmung gegen den Strom bei fast allen Versuchswurzeln feststellen.

Ich machte nun in den folgenden Versuchen die Veränderung, dass ich die Keimlinge mit der Medianebene parallel zur Stromrichtung orientirte. Um aber die rheotropischen Krümmungen mit den Sachs'schen nicht verwechseln zu können, richtete ich bei der halben Anzahl der Keimlinge die Vorderseite (Kotyledonseite), bei den übrigen die Hinterseite (Knospenseite) gegen den Strom. Ein Versuch am Heissluftmotor mit einer Wasserbewegung von etwa 7—20 cm in der Secunde gab jetzt folgendes Resultat: Nach 21 Stunden waren bei den mit der Vorderseite gegen den Strom gekehrten Keimlingen die Wurzeln im Allgemeinen gerade, aber gegen den Strom gerichtet mit einer Ablenkung von der Lothlinie von ungefähr 20°. Die anderen, welche ihre Hinterseite gegen den Strom wendeten, waren im oberen Theil in ungefähr demselben Winkel mit der Stromrichtung gewachsen, aber die

Enden der Wurzeln zeigten Krümmungen in der entgegengesetzten Richtung, sodass sie entweder lothrecht standen oder gegen die Lothlinie Winkel von bis zu 40° bildeten. Offenbar sind die Wurzeln in diesem Versuche alle von rheotropischen Reizen beeinflusst worden.

Ich will hier auch einen Klinostatversuch mit mässig schneller Umdrehung anführen. In Fig. II werden zehn der zu diesem Versuche benutzten Keimlinge abgebildet. (Tab. siehe p. 518.)

Fig. II.



Zehn Keimpflanzen von *Vicia Faba* aus dem Versuch 66 nach dem Abschluss des Versuches; die obere Reihe hatte die Vorderseite, die untere Reihe die Hinterseite gegen den Strom gerichtet. ½ nat. Grösse.

No. 1—13 haben hier fast alle ausser der mit der Sachs'schen zusammenfallenden ersten Krümmung gegen den Strom noch eine zweite Krümmung ausgeführt, welche offenbar rheotropischer Natur ist.

Diese Versuche zeigen, dass die Keimwurzel von *Faba* in dem hier in Betracht kommenden Altersstadium (Wurzellänge 25 bis 45 mm) Krümmungen in der Medianebene leichter ausführt als in



der Transversalebene. Obgleich diese Wurzeln ja recht dick sind, ist ihre Empfindlichkeit gegen schwache Wasserströme, wenn diese in ihrer Medianebene gehen, offenbar nicht gering.

Versuch 66. Hauptwurzeln von *Vicia Faba*. Am Klinostaten. Eine Umdrehung in $2^1/_2$ Minuten. Temperatur 23° C. Versuchsdauer 22 Stunden.

Nummer	Stromschnelligkeit in der Secunde	Richtung d. oberen Théils d. Wurzel	Richtung der Wurzelspitze	
1	4,6 mm	+ 40°	+ 60°	Vorderseite gegen den Strom
3	„	+ 20°	+ 60°?	
5	„	+ 25°	+ 60°	
7	2,9 mm	+ 30°	+ 55°	
9	„	+ 30°	+ 30°	
11	„	+ 20°	+ 85°	
13	1,7 mm	+ 15°	+ 60°	
2	4,6 mm	— 15°	+ 10°	Hinterseite gegen den Strom
4	„	— 30°	+ 50°	
6	„	— 20°	+ 30°	
8	2,9 mm	— 10°	+ 50°	
12	„	— 20°	+ 25°	
14	1,7 mm	0	+ 25°	

Versuche, den Sitz der rheotropischen Empfindlichkeit zu ermitteln.

Die rheotropische Empfindlichkeit der Wurzel könnte entweder in der Wurzelspitze oder in der oberhalb dieser gelegenen wachsenden Zone, welche ich hier kurzweg Wachsthumszone nennen werde, oder in beiden diesen Theilen der Wurzel ihren Sitz haben. Die Versuche müssen so angeordnet werden, dass entweder die Wurzelspitze allein, oder die Wachsthumszone allein vom Wasserstrome getroffen wird. Ich habe nur Versuche der letzteren Art ausgeführt, und die Frage, die dadurch beantwortet werden kann, betrifft nur die Betheiligung der Wachsthumszone an der Empfindlichkeit der Wurzeln gegen Wasserströme.

Zwei Methoden wurden in Anwendung gebracht, Anbringen von Collodiumkäppchen an der Wurzelspitze und Abschneiden der Spitze.

Mit *Vicia sativa* wurde zuerst die Käppchenmethode versucht. Die Käppchen wurden in folgender Weise verfertigt. Ein Glas-

stab wurde in der Flamme in eine Spitze ausgezogen, welche ungefähr die Dicke der Wurzeln dieser Pflanze besass. Die Spitze wurde mit Glycerin eingerieben und dann zu einer gewissen Tiefe in dickes Collodium getaucht. Nachdem der Aether zum grössten Theil verdunstet war, wurde der Stab ins Wasser geworfen, und nach einiger Zeit wurde die Collodiumkappe vorsichtig losgelöst, was nach einiger Uebung gut gelingt. Die im Wasser schwimmenden Käppchen wurden jetzt auf die Wurzelspitzen aufgefangen und auf denselben vorsichtig angedrückt. Sie hafteten indessen nicht immer gut, und fielen in mehreren Fällen während des Versuches ab.

Drei Versuche wurden im Klinostatapparate ausgeführt sowohl mit der schnelleren als mit der langsameren Bewegung. Die Mehrzahl derjenigen Wurzeln, die am Ende des Versuchs ihre Käppchen noch trugen, hatten Krümmungen gegen den Strom ausgeführt. Die Käppchen bedeckten im Allgemeinen nur 2 mm von der Wurzelspitze. Zur Controlle hatte ich indessen in ein paar Fällen die Käppchen länger gemacht. So in dem unten angeführten Versuche.

Versuch 71. Hauptwurzeln von *Vicia sativa* mit Collodiumkäppchen. Am Klinostaten. Eine Umdrehung in 12 Minuten. Stromschnelligkeit 0,6—0,9 mm in der Sekunde. Temperatur 23° C.

Nummer	Länge des bedeckten Wurzelendes	Krümmung	
		nach 5 Stunden	nach 20 Stunden
1	6 mm	+ 25°	
2	2 „	+	+ 50°
3	Käppchen abgefallen	+	+ 50°
4	5 mm	+ ?	+ 40°
5	2 „	+	+ 30°
6	Ohne Käppchen	+	+ 75°
7	2 mm	+	+ 50°
8	2 „	+	+ 65°
9	4 „	+	+ 30°
10	Ohne Käppchen	+	+ 30°
11	2 mm	0	+ 60°
12	1,8 mm	+	+ 40°

Fast alle Wurzeln krümmten sich hier gegen den Strom, auch diejenigen, deren Käppchen 4—6 mm von der Spitze bedeckten.

Ein anderer Versuch mit sechs Keimlingen, deren Wurzelspitzen alle mit 7—8 mm langen Käppchen bedeckt waren, gab ein ähnliches Resultat. Zwei der Wurzeln krümmten sich sehr schwach,

die übrigen vier um ungefähr 20° gegen den Strom. Von diesen waren zwei durch das Ende des Käppchens durchgewachsen und hatten unterhalb derselben eine noch stärkere Krümmung erfahren.

Wenn also ein Collodiumkäppchen, welches 7—8 mm von der Wurzelspitze bedeckt, die Wurzel gegen den rheotropischen Einfluss nicht schützen kann, so muss entweder dieser Einfluss durch die Collodiumhaut wirken, oder die Wurzel muss noch 7—8 mm oberhalb ihrer Spitze rheotropisch empfindlich sein. Das Letztere ist sehr unwahrscheinlich, weil die Wurzel von *Vicia sativa* in jener Zone nur sehr wenig wächst. Die erstere Annahme, dass der Wasserstrom durch das Käppchen wirkt, lässt zwei Alternativen offen. Entweder geht der Wasserstrom durch Poren in der Collodiumhaut hindurch und trifft, wenn auch geschwächt, die Wurzel. Oder er geht nicht durch die Haut, aber vermag doch den rheotropischen Reiz auszuüben. In diesem Falle könnte der Reiz nur durch den Druck des Wasserstroms verursacht werden, welchen die Collodiumhaut empfängt und an die Wurzel fortpflanzt.

Ich lasse es unentschieden, welche dieser Alternativen die richtige ist. Weil es aber durch diesen Versuch sehr fraglich erscheint, ob ein Collodiumkäppchen die Einwirkung eines Wasserstromes zu verhindern vermag, so sind solche Versuche nicht geeignet, die Frage nach dem Sitze der rheotropischen Empfindlichkeit zu lösen.

Einen vollkommeneren Ausschluss der Wurzelspitze von der Einwirkung des Wasserstromes erreicht man dagegen, wenn man dieselbe abschneidet. Zwei Einwände können gegen diese Methode erhoben werden. Durch die Verwundung der Wurzel könnten entweder traumatropische Krümmungen oder Unempfindlichkeit gegen die rheotropische Reizung hervorgerufen werden. Aber die Richtung der traumatropischen Krümmungen wird durch den Zufall bestimmt, und dieselben werden daher nur zum geringen Theil gegen den Strom ausfallen. Bei einer genügend grossen Anzahl von Versuchsobjecten wird man sich sicher überzeugen können, ob wirklich rheotropische Krümmungen auftreten. Und was die Unempfindlichkeit betrifft, so hat dieser Einwand nur bei negativen Resultaten eine Bedeutung. Treten also zahlreiche Krümmungen gegen den Strom auf, so muss rheotropische Empfindlichkeit vorhanden sein.

Um die Wurzeln winkelrecht abschneiden zu können, hatte ich mir eine Art Guillotine eingerichtet. Ein Rasirmesser war an einem

Stative in der Weise befestigt, dass die Schneide vertikal nach unten gerichtet war. Darunter lag ein Stück Kautschuk mit ebener Oberfläche, worauf die Wurzel gelegt wurde. Es gelang in dieser Weise im Allgemeinen ein Stück von bestimmter Länge mit einem winkelrechten Schnitte zu entfernen.

Mit *Vicia sativa* wurden neun solche Versuche ausgeführt. Die Mehrzahl der decapitirten Wurzeln krümmten sich dabei gegen den Strom. Ich will zwei dieser Versuche anführen.

Versuch 59. Keimwurzeln von *Vicia sativa*, die halbe Anzahl decapitirt. Abgeschnittener Theil 1,3—1,5 mm lang. Am Klinostaten. Eine Umdrehung in 12 Minuten. Stromschnelligkeit 0,3—0,9 mm in der Secunde. Temperatur 22° C.

	Nummer	Anfängliche Wurzellänge	Zuwachs nach 30 Stunden	Krümmung nach 30 Stunden
Decapitirt um 1,3—1,5 mm	1	20 mm	10 mm	+ 50°
	2	19 „	10 „	+ 50° (+ 20°)
	3	19 „	3 „	?
	7	19 „	2 „	?
	8	27 „	12 „	+ 35°
	9	17 „	7 „	+ 30°
	13	20 „	10 „	+ 50°
	14	16 „	7 „	+ 20°
	15	17 „	1 „?	?
Nicht decapitirt	4	19 mm	15 mm	+ 25°
	5	20 „	16 „	+ 45° (+ 110°)
	6	19 „	11 „	+ 40°
	10	18 „	16 „	+ 40° (+ 100°)
	11	22 „	15 „	+ 40° (± 0°)
	12	19 „	11 „	+ 50°
	16	19 „	6 „	?
	17	15 „	1 „?	?
	18	16 „	7 „	+ 25°

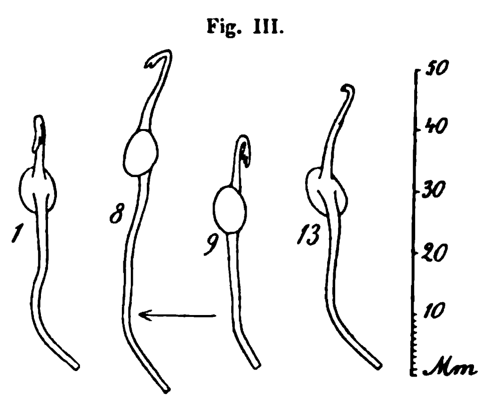
In Fig. III sind vier der decapitirten Wurzeln aus diesem Versuche abgebildet.

In einigen Fällen hatte der terminale Theil der Wurzel eine zweite Krümmung ausgeführt, deren Winkel gegen die Vertikale zwischen Klammern angegeben ist.

Die mit einem ? bezeichneten Krümmungen waren S-förmig und schienen abnorm zu sein. Sie treten gerade an solchen Wurzeln auf, die sehr wenig gewachsen sind.

Die nicht decapitirten Wurzeln sind im Allgemeinen um 11 bis 16 mm gewachsen, die decapitirten um 7—10 mm. Diejenigen, die weniger gewachsen sind, dürfen wir als nicht normal ausschliessen, um so mehr, weil sie meist unregelmässige Nutationen gemacht haben. Es zeigt sich dann, dass die Wurzeln mit normalem Zuwachs sämmtlich gegen den Strom gekrümmt sind. Unter den decapitirten kommen drei vor, die eine Krümmung von nicht weniger als + 50° ausgeführt haben.

Fig. III.



Vier Keimlinge von *Vicia sativa* mit decapitirten Wurzeln, aus Versuch 59. 4/5 nat. Grösse.

Versuch 62. Keimwurzeln von *Vicia sativa*, die halbe Anzahl decapitirt, abgeschnittener Theil 1,5—2 mm lang. Am Klinostaten. Eine Umdrehung in 12 Minuten. Stromschnelligkeit 0,6—0,9 mm in der Secunde. Temperatur 20° C.

	Nummer	Anfängliche Wurzellänge	Zuwachs nach 22 Stunden	Krümmung nach 22 Stunden
Decapitirt um 1,5—2 mm	1	21 mm	3 mm	0
	2	28 „	5 „	+ 30°
	3	34 „	5 „	+ 10°
	7	30 „	4 „	+ 20°
	8	28 „	3 „	+ 20°
	9	31 „	4 „	+ 5°
Nicht decapitirt	4	19 mm	7 mm	— 35°
	5	24 „	18 „	+ 50°
	6	34 „	18 „	+ 90°
	10	29 „	18 „	+ 55°
	11	30 „	17 „	+ 65°
	12	32 „	15 „	+ 60° (+ 110°)

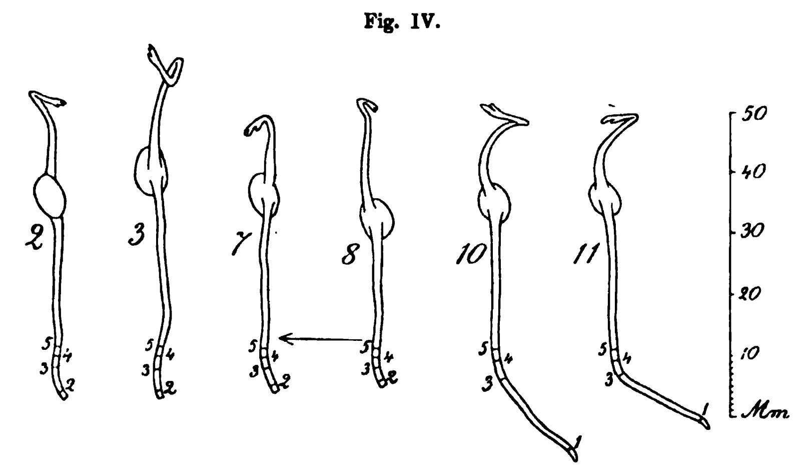
Einige der Keimlinge aus diesem Versuche sind in Fig. IV abgebildet.

Die angegebenen Krümmungen waren zum grössten Theil schon nach 13 Stunden vollführt. Die sechs decapitirten Wurzeln

hatten in den folgenden 9 Stunden ihre Form nicht merklich verändert.

No. 4 hat keinen normalen Zuwachs gehabt und darf daher ausgeschlossen werden. Unter den 6 Decapitirten haben wenigstens 4 deutliche Krümmungen gegen den Strom gemacht, und dies bei

Fig. IV.



Vier decapitirte und zwei nicht decapitirte Wurzeln aus Versuch 62. Die Wurzeln waren von Anfang an mit Millimeterstrichen versehen. $^4/_5$ nat. Grösse.

einem sehr geringen Zuwachs von nur 3—5 mm. Der Krümmungswinkel der decapitirten Wurzeln ist hier wesentlich geringer als bei den unverletzten. Es zeigt sich also, dass bei *Vicia sativa* die rheotropisch empfindliche Region wenigstens bis ungefähr 2 mm oberhalb der Spitze reicht. Wenn ein weniger als 1,5 mm langes Stück von der Wurzel entfernt wird, bleibt die Krümmungsfähigkeit fast unverändert, ist aber das entfernte Stück länger als 1,5 mm, so wird die Krümmungsfähigkeit vermindert. Ob dies davon abhängt, dass der oberhalb 1,5 mm gelegene Theil der Wachsthumzone weniger rheotropisch empfindlich ist, oder nur davon, dass das Wachsthum bei den in dieser Weise verstümmelten Wurzeln sehr gering ist, lasse ich dahingestellt sein.

Mit decapitirten Wurzeln von *Zea Mais* machte ich zehn Versuche, theils auf dem Heissluftmotor, theils auf dem Klinostaten. Das abgeschnittene Wurzelstück war immer 1,5 mm lang. Es krümmten sich in diesen Versuchen immer wenigstens 50 % der decapitirten Wurzeln gegen den Strom, öfters war aber dieses Procent weit grösser. Die beiden am besten gelungenen Versuche werden hier mitgetheilt.

Versuch 49. Keimwurzeln von *Zea Mais*, zum Theil decapitirt. Am Klinostaten. Eine Umdrehung in der Minute. Temperatur 20° C.

	Nummer	Anfängliche Wurzellänge	Stromschnelligkeit in der Secunde	Krümmung nach 22 Stunden
Decapitirt um 1,5 mm	1	17 mm	10 mm	+ 30°
	2	14 „	„	+ 45°
	3	16 „	„	+ 40°
	7	9 „	6,7 mm	— ?
	8	7 „	„	— ?
	9	8 „	„	+ 5°
	10	32 „	„	+ 40°
	11	30 „	„	+ 20°
	12	30 „	„	+ 50°
	13	20 „	3,7 mm	+ 20°
	14	20 „	„	+ 45°
	15	21 „	„	0
Nicht decapitirt	4	23 mm	10 mm	+ 30°
	5	22 „	„	+ 70°
	6	25 „?	„	+ 60°

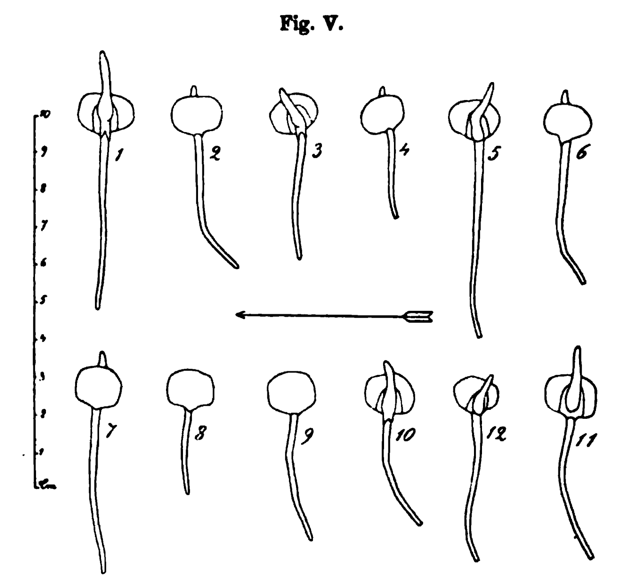
No. 7, 8 und 9 waren zu kurz, um in normaler Weise reagiren zu können, und waren nur wenig gewachsen. Wenn wir daher diese unberücksichtigt lassen, so haben von den decapitirten Wurzeln ungefähr 90 % Krümmungen gegen den Strom ausgeführt. Die Krümmungen sind in diesem Versuche durchschnittlich schwächer als bei den unverletzten Wurzeln. Doch sind in anderen Versuchen auch Krümmungen von + 70° bei einzelnen decapitirten Wurzeln vorgekommen.

Versuch 75. Keimwurzeln von *Zea Mais*, die halbe Anzahl decapitirt. Abgeschnittener Theil 1,5 mm lang. Am Klinostaten. Eine Umdrehung in 14 Minuten. Temperatur 21° C.

	Nummer	Anfängliche Wurzellänge	Stromschnelligkeit in der Secunde	Zuwachs nach 16 Stunden	Krümmung nach 16 Stunden
Nicht decapitirt	1	29 mm	0,8 mm	20 mm	— 5°
	2	22 „	„	18 „	+ 45°
	3	28 „	„	5 „	+ 5°
	7	28 „	0,5 mm	14 „	+ 10°
	8	22 „	„	1 „	+ 10°
	9	21 „	„	13 „	+ 20°
Decapitirt um 1,5 mm	4	23 mm	0,8 mm	2 mm	+ 15°
	5	35 „	„	18 „	+ 15°
	6	25 „	„	14 „	+ 30°
	10	20 „	0,5 mm	14 „	+ 40°
	11	26 „	„	15 „	+ 30°
	12	29 „	„	12 „	+ 25°

Der Ausfall des Versuches ist in Fig. V dargestellt. Vier der nicht decapitirten Wurzeln sind normal gewachsen, und hat von diesen nur eine (Nr. 2) eine gute rheotropische Krümmung ausgeführt. Auch in den früher erwähnten Versuchen mit Mais hatte es sich gezeigt, dass die Wurzeln dieser Pflanze gegen sehr langsame Ströme wenig empfindlich sind. Die decapitirten, unter denen nur Nr. 4 ein geringes Wachsthum zeigt, haben dagegen alle deutliche Krümmungen gegen den Strom gemacht. Mir scheint es daher, als ob in diesem Versuche die decapitirten Wurzeln eine

Fig. V.



Keimwurzeln von *Zea Mais* aus Versuch 75. Die sechs zur linken Seite nicht decapitirt, die sechs zur rechten Seite decapitirt. $^1/_2$ nat. Grösse.

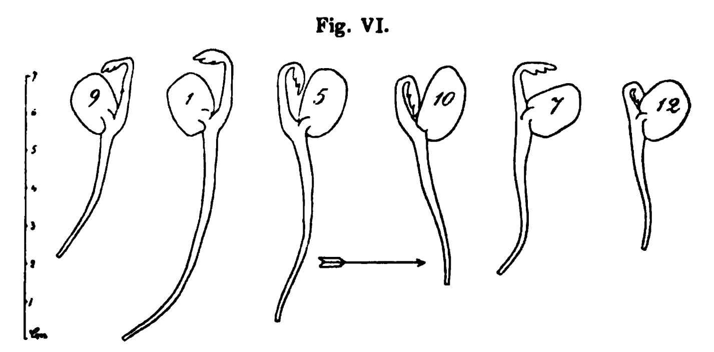
bessere rheotropische Reaction zeigen als die unverletzten. Wenn dies hier nicht zufällig ist, könnte es vielleicht in folgender Weise erklärt werden. Der sehr langsame Strom übt auf alle Wurzeln einen schwachen rheotropischen Reiz aus, aber bei den unverletzten Wurzeln wirkt ihm der geotropische Reiz entgegen, sodass die rheotropische Krümmung fast verhindert wird. Bei den decapitirten Wurzeln wirkt der Geotropismus nicht, und hier kann daher der Rheotropismus sich besser geltend machen.

Mit decapitirten Wurzeln von *Vicia Faba* wurde ein einziger Versuch ausgeführt. An acht Wurzeln wurde 1,5 mm von der Spitze abgeschnitten, vier andere wurden nicht decapitirt. Von jeder

Kategorie wurde die halbe Anzahl mit der Vorderseite, die andere Hälfte mit der Rückseite gegen die Stromrichtung orientirt. Die Schnelligkeit des Stromes war 4,6 bis 2,9 mm in der Secunde. Von den nicht decapitirten krümmten sich drei schwach, eine kräftig gegen den Strom. Die decapitirten machten alle deutliche Krümmungen in derselben Richtung. Einige der letzteren sind in Fig. VI abgebildet.

Auch die Wurzel der Bohne ist also nach Entfernung eines anderthalb mm langen Stückes der Wurzelspitze rheotropisch empfindlich.

Fig. VI.



Keimwurzeln von *Vicia Faba*, decapitirt. Nach 25 stündiger Einwirkung eines Wasserstromes. $^1/_2$ nat. Grösse.

Die Versuche mit decapitirten Wurzeln haben dargelegt, dass bei allen drei Versuchspflanzen die Wachsthumszone gegen den rheotropischen Reiz empfindlich ist. Ob auch die Wurzelspitze empfindlich ist, bleibt dagegen unentschieden. Indessen geht es aus den Versuchen hervor, dass die rheotropische Krümmungsfähigkeit durch die Entfernung der Wurzelspitze nicht wesentlich geschwächt wird. In Bezug auf die Betheiligung der Wurzelspitze an der rheotropischen Krümmung sind daher zwei Möglichkeiten offen. Entweder die Wurzelspitze ist rheotropisch unempfindlich, oder sie ist auch empfindlich, aber dann höchstens in demselben Grade als die Wachsthumszone. Der vorwiegend rheotropisch empfindliche Theil kann die Wurzelspitze nicht sein.

Ueber den Sitz der Empfindlichkeit der Wurzeln gegen andere Krümmungsreize liegen nicht wenige Untersuchungen vor. Ich verweise auf die Zusammenstellungen der hierauf bezüglichen Unter-

suchungen, welche Rothert[1]) und Herbst[2]) geliefert haben und will hier nur ein kurzes Verzeichniss dieser Angaben geben:

1. Positiver Geotropismus. Die Wurzelspitze ist allein empfindlich, wie Czapek[3]) wohl endgültig bewiesen hat.

2. Negativer Heliotropismus. Kohl's Untersuchungen[4]) zeigten, dass nur die Wurzelspitze empfindlich ist.

3. Negativer Galvanotropismus. Die Wurzelspitze ist empfindlich und Brunchorst's Untersuchungen[5]) machen es wahrscheinlich, dass sie allein es ist.

4. Negativer Thermotropismus. Die Wachsthumszone ist empfindlich, wie Wortmann[6]) gezeigt hat.

5. Hydrotropismus. Die Wurzelspitze ist reizbar (Molisch[7])) und nach Pfeffer's Versuchen[8]) nur diese.

6. Negativer Aërotropismus. Molisch[9]) hat erwiesen, dass hier die Wachsthumszone empfindlich ist.

7. Positiver Thigmotropismus. Sachs' Versuche[10]) haben dargelegt, dass der Druck eines festen Körpers auf die Wachsthumszone eine positive Krümmung der Wurzel hervorruft.

8. Negativer Thigmotropismus. Ein Druck auf der einen Seite der Wurzelspitze veranlasst nach Darwin[11]) die Wurzel zu

---

1) Rothert, Die Streitfrage über die Function der Wurzelspitze. Flora, Bd. 79, Ergänzungsbd. 1894, p. 177.

2) Herbst, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biolog. Centralbl., Bd. XIV, 1894, p. 657.

3) Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, 1895, p. 243.

4) Kohl, Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894, p. 26.

5) Brunchorst, Ueber die Function der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. II. Galvanotropismus. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellschaft, Bd. II, 1884, p. 204.

6) Wortmann, Ueber den Thermotropismus der Wurzeln. Botan. Zeit, Bd. XLIII, 1885, p. 232.

7) Molisch, Untersuchungen über den Hydrotropismus. Sitzungsber. der math.-nat. Cl. der Akad. der Wiss. Wien. Bd. 88, Abth. 1, 1883, p. 897.

8) Referirt von Rothert, a. a. O., p. 212.

9) Molisch, Ueber die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch Gase (Aërotropismus). Sitzungsber. der math.-nat. Cl. der Akad. der Wien. Bd. 90, Abth. 1, 1884, p. 175.

10) Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. des botan. Inst. Würzburg, Bd. I, 1874, p. 437.

11) Darwin, The power of movements in plants. London 1880, p. 129.

einer negativen Krümmung („Darwin'sche Krümmung“). Wiesner[1]) ist indessen der Ansicht, dass diese Krümmung auf eine Beschädigung der Wurzelspitze beruht und also traumatropischer Natur ist.

9. Traumatropismus. Eine $1^1/_2$ mm lange Endpartie der Wurzel ist nach Spalding[2]) empfindlich.

10. Positiver Rheotropismus. Die Wachsthumszone ist nach meinen Untersuchungen empfindlich.

Eine andere Kategorie von Krümmungen bilden diejenigen, welche dadurch zu Stande kommen, dass die Wurzel auf der einen Seite durch schädliche Einflüsse in ihrem Wachsthum gehemmt wird, sodass positive Krümmungen entstehen. Hierher gehören z. B. die positiv galvanotropische oder „Elfving'sche Krümmung“[3], die positiv aërotropische Krümmung[4]) und die kleine positive Krümmung, welche die traumatropische Krümmung oft begleitet[5]). Aber weil diese als Reizkrümmungen nicht aufgefasst werden dürfen, kann von einem Sitz der Empfindlichkeit da keine Rede sein.

Weil bei der Wurzel so zahlreiche verschiedene Arten von Reizkrümmungen bekannt sind, so wäre es vortheilhaft, wenn diese Tropismen in ein System gebracht werden könnten. Es liesse sich dann die Localisation der Empfindlichkeit als ein natürlicher Eintheilungsgrund benützen. Aber als erster Eintheilungsgrund dürfte wohl die verschiedene Art, in welcher die Reizquelle wirkt — durch directe Berührung oder durch Strahlung oder andere Form von Fernwirkung — gewählt werden müssen. Man würde dann zu folgender Gruppirung der Reizkrümmungen gelangen.

	Wurzelspitze allein empfindlich	Wachsthumszone empfindlich
A.	Geotropismus Heliotropismus Galvanotropismus	Thermotropismus
B.	Hydrotropismus Negativer Thigmotropismus Traumatropismus	Aërotropismus Positiver Thigmotropismus Rheotropismus

1) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881, p. 139.

2) Spalding, The traumatropic curvature of roots. Ann. of bot., Bd. VIII, 1894, p. 423.

3) Brunchorst, a. a. O., p. 218.

4) Molisch, Ueber die Ablenkung der Wurzeln etc., p. 194.

5) Spalding, a. a O.

In dieser Eintheilung bekommt der Rheotropismus seinen Platz neben dem Aërotropismus und dem Thigmotropismus der Wachsthumszone. Es bleibt zu untersuchen, ob in dem rheotropischen Reize irgend ein Factor vorhanden sein kann, den er mit irgend einem der beiden anderen Tropismen gemeinsam hat. Dies soll am Ende dieses Aufsatzes erörtert werden.

Der Verlauf der rheotropischen Krümmung und die geotropische Gegenkrümmung bei *Vicia sativa.*

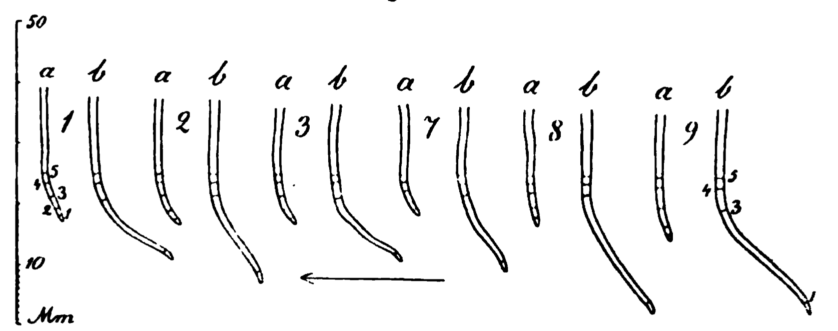
Berg hat (a. a. O.) die rheotropische Krümmung hauptsächlich bei Mais genau beschrieben und theilweise auch Messungen ausgeführt an Wurzeln, die mit Millimeterstrichen mittels Tusche versehen waren. Er fand aber, dass die so behandelten Wurzeln sich nicht normal krümmten, und rieth daher von der Anwendung dieser Methode ab. Ich habe dagegen nicht bemerkt, dass die mit Tuschmarken versehenen Wurzeln von *Vicia sativa* sich merkbar anders verhalten als die nicht markirten, wenigstens waren bei meiner ziemlich groben makroskopischen Beobachtungsmethode solche Abweichungen nicht zu constatiren. Berg hat weiter festgestellt, dass die rheotropisch gekrümmten Wurzeln im terminalen Theil eine Krümmung nach unten ausführen, und sieht in dieser Krümmung einen Effect des geotropischen Reizes. Indessen sind die Verhältnisse bei *Vicia sativa* in ein paar Punkten mit *Zea Mais* nicht ganz übereinstimmend und ich will daher hier beschreiben, wie ich den Verlauf dieser Krümmungen bei dieser Pflanze gefunden habe.

Im Allgemeinen beobachtete ich nur das Endresultat der Versuche, öfter nach etwa 24 Stunden. Gut reagirende Wurzeln hatten dann ungefähr an der Mitte eine bogenförmige Krümmung. Der untere Theil der Wurzel war der Hauptsache nach gerade gesteckt und bildete einen Winkel von etwa 40—60° gegen die Lothlinie. Nur ausnahmsweise erreicht dieser Theil der Wurzel eine horizontale Lage, was dagegen bei Mais häufiger vorkommt. Einige Millimeter oberhalb der Spitze machten die Wurzeln wenigstens sehr häufig eine gelinde Biegung nach unten, die geotropische Gegenkrümmung.

In einigen Fällen wurde auch der Verlauf der Krümmung während des Versuches beobachtet. In ein paar Versuchen glaubte

ich schon nach 2 Stunden eine beginnende Krümmung gegen den Strom zu sehen, jedoch nicht bei allen Wurzeln, die sich später gekrümmt zeigten. Berg konnte indessen durch Beobachtung durch ein Ablese-Mikroskop die erste Krümmung bei Mais schon nach einer Stunde constatiren. Nach 5—6 Stunden waren in meinen Versuchen oft diejenigen Wurzeln, die überhaupt reagirten, schon sehr deutlich gekrümmt, durchschnittlich etwa um 30°, und hatten in vielen Fällen damit schon ihren endgültigen Krümmungswinkel erreicht. In den folgenden Stunden wuchsen sie also in dieser Richtung weiter. Andere krümmten sich nach der 6. Stunde noch mehr und erreichten grössere Krümmungswinkel. Indessen kam es auch vor, dass nach 6 Stunden noch keine Krümmung zu sehen war, dass aber am Ende des Versuches die Wurzel eine gute Krümmung ausgeführt hatte.

Fig. VII.



Wurzeln von *Vicia sativa* aus Versuch 56 nach 6 Stunden (*a*) und nach 21 Stunden (*b*). Die Wurzeln waren von Anfang an mit Millimetermarken versehen. $^1/_1$ nat. Grösse.

In dem oben beschriebenen und hier zum Theil abgebildeten Versuch 56 waren einige Wurzeln von Anfang an mit Millimeterstrichen versehen. Nach 6 Stunden nahm ich die Keimlinge an ihren Nadeln aus dem Apparat heraus, bildete sie mit ihren Tuschstrichen so genau wie möglich ab und befestigte sie in der vorigen Stellung wieder im Apparate. 15 Stunden später wurde der Versuch beendigt, und die Wurzeln in der nämlichen Weise abgebildet. Ein Vergleich dieser Bilder gab folgendes Resultat: Nach 6 Stunden war das unterhalb des 5. Millimeterstriches gelegene Stück, welches jetzt um 3—5 mm gewachsen war, deutlich gekrümmt. Die stärkste Krümmung lag etwa um den 3. oder 4. Strich. Die 3. Millimeterzone war am meisten gewachsen. Die

beiden untersten Millimeterzonen waren ziemlich gerade. Nach 21 Stunden war bei der Mehrzahl der Wurzeln die frühere Krümmungsstelle kaum stärker gekrümmt als vorher, aber die unterhalb derselben gelegene Region war jetzt auch gekrümmt, ungefähr in der Gegend des jetzt durch das Wachsthum verwischten 2. Millimeterstriches. Die Krümmung ist also nach unten fortgeschritten. Ungefähr 10 – 15 mm oberhalb der Spitze hört die Krümmung auf. Das darunter gelegene Endstück der Wurzel ist ziemlich gerade und bildet einen Krümmungswinkel von 35—60°. Die Spitze selbst macht indessen eine schwache Krümmung nach unten, die geotropische Gegenkrümmung.

Die rheotropische Krümmung ist also in der Region der Wurzel aufgetreten, wo das höchste Wachsthum stattfindet. Wie die Zone des stärksten Wachsthums nach unten wandert, so schreitet auch die Krümmungszone nach unten fort. Der Krümmungswinkel wird dadurch allmählich grösser. Endlich wird aber eine Gleichgewichtslage erreicht, in welcher keine weitere Krümmung stattfindet. Schon früher ist indessen die geotropische Gegenkrümmung eingetreten, wodurch das unterste Stück der Wurzel eine geringere Neigung gegen die Lothlinie bekommt. Dies Stück erleidet scheinbar keine Verlängerung. Offenbar findet in seiner obersten Zone eine rheotropische Aufwärtskrümmung statt, und die dadurch aufgekrümmte Spitze erleidet dann eine neue Gegenkrümmung. Weil beide Krümmungen Hand in Hand gehen und fortwährend auf neue Zonen der Wurzel übergreifen, so bleibt die Länge des abwärts gekrümmten Stückes unverändert.

Berg findet, dass die geotropische Gegenkrümmung am besten erklärt wird durch die Annahme, dass der rheotropische Reiz in der Wachsthumszone inducirt wird. und meine Untersuchungen haben ja dargelegt, dass seine Vermuthung hier das Richtige getroffen hat. Er geht aber weiter und vermuthet, dass der terminale Theil der Wurzel ungefähr bis an die Stelle, wo die Gegenkrümmung liegt (die „rheotropische Grenze"), gegen den rheotropischen Reiz unempfindlich sei. Oberhalb dieser Stelle sei sowohl Geo- als Rheotropismus thätig, letzterer sei aber stärker; unterhalb derselben sei nur der Geotropismus thätig und bewirke die Gegenkrümmung.

Meine Untersuchungen haben nicht entscheiden können, ob die Wurzelspitze rheotropisch empfindlich ist oder nicht. Aber auch das Vorhandensein der Gegenkrümmung liefert keinen Beweis für

die Unempfindlichkeit. Nehmen wir an, dass der rheotropische Reiz in Wachsthumszone und Wurzelspitze ungefähr mit gleicher Stärke wirkt. Der Krümmungsverlauf bei *Vicia sativa* dürfte dann folgendermaassen erklärt werden können.

Die ersten Krümmungsstadien gehen ohne Gegenkrümmung vor sich, erst wenn die Krümmung einigermaassen vorgeschritten ist, tritt dieselbe ein. Wahrscheinlich ist der geotropische Reiz am stärksten, wenn er auf eine horizontal liegende Wurzel wirkt und hat bei der Vertikalstellung ein Minimum von Stärke. Der rheotropische Reiz dürfte sich ganz umgekehrt verhalten, er dürfte am kräftigsten auf eine lothrecht stehende Wurzel wirken und bei einer gewissen Neigung der Wurzel (welche bei verschiedenen Arten und Individuen verschieden sein kann) völlig aufhören. Diese Annahmen würden erklären, warum Anfangs nur der Rheotropismus zur Geltung gelangt.

In den späteren Krümmungsphasen hat der Geotropismus nicht die Kraft, die rheotropische Krümmung zu verhindern, wohl aber eine Gegenkrümmung in der subterminalen Zone zu bewirken. Dies erklärt sich, wenn man annimmt, dass der geotropische Reiz während der Fortleitung nach oben allmählich geschwächt wird. Im terminalen Theil der Wurzel ist er bei dieser Lage der Wurzel stärker als der rheotropische Reiz, aber etwas höher hinauf, da wo Berg die „rheotropische Grenze" verlegt, ist er schon so geschwächt, dass er jenem unterliegt.

Es fragt sich nun, ob der geotropische Reiz auch bei dem Zustandekommen des endgültigen Krümmungswinkels, der Gleichgewichtslage, eine Rolle spielt. Ich vermuthe, dass diese Rolle im Allgemeinen eine nicht sehr grosse ist. Denn sonst würde die Aufhebung dieser Reize durch Decapitiren die Wirkung haben, dass die Krümmungswinkel grösser werden als bei unverletzten Wurzeln, was nicht der Fall ist. Die decapitirten Wurzeln sind oft nach ausgeführter Krümmung noch ziemlich viel gewachsen (vergl Fig. III), und hätten also eine weit stärkere Krümmung ausführen können, wenn die Wirkung des rheotropischen Reizes durch die Entfernung der Wurzelspitze wirklich vergrössert worden wäre. Ich glaube daher, dass jene Gleichgewichtslage wesentlich durch das Aufhören des rheotropischen Reizes bei einer gewissen Neigung der Wurzel gegen den Strom zu Stande kommt.

In meinen Versuchen mit *Vicia sativa* habe ich auch durch Anwendung von äusserst langsamen Strömen keine wesentliche Ver-

minderung des rheotropischen Reizes bemerkt. Doch muss es natürlich eine „Reizschwelle“ geben, wenn diese auch sehr tief liegt. Es lässt sich daher vermuthen, dass ein rheotropischer Reiz von solcher Schwäche vorkommen kann, dass er auch in der Zone der rheotropischen Krümmungen sich mit den geotropischen nicht messen kann. Bei Mais glaube ich in Versuch 75 (Fig. V) einen solchen Fall gefunden zu haben. Der hier angewendete sehr langsame Wasserstrom vermag im Allgemeinen bei den Maiswurzeln keine guten rheotropischen Krümmungen zu bewirken, und auch in diesem Versuche sind die unverletzten Wurzeln meist kaum gekrümmt. Die decapitirten Wurzeln, welche sich alle gekrümmt haben, beweisen, dass ein rheotropischer Reiz doch vorhanden gewesen ist. Es wird dadurch wahrscheinlich, dass es der geotropische Reiz ist, der die unverletzten Wurzeln an der Ausführung der rheotropischen Krümmung verhindert hat.

Welches ist beim Rheotropismus der den Reiz bewirkende Factor?

Da für die Wurzeln wenigstens zehn verschiedene Tropismen angegeben werden, so muss man sich fragen, ob wirklich so viele verschiedene Arten von Reizbarkeit bei der Wurzel bestehen, ob nicht einige derselben nur Modificationen einer und derselben Art von Reizauslösung sind. Wiesner will also die „Darwin'sche Krümmung (negativer Thigmotropismus der Wurzelspitze) als einen Fall von Traumatropismus erklären[1]). Und Molisch fasst den Hydrotropismus als einen „Specialfall der Darwin'schen Krümmung“ auf[2]). Es fragt sich nun, ob auch der Rheotropismus nur ein Specialfall irgend einer allgemeinen Art von Reizbarkeit sein könne?

Im Wasserstrome können wenigstens zwei Hauptfactoren unterschieden werden, welche möglicherweise die eigentliche Reizursache sein könnten: Das Wasser als Stoff, und der Druck des Stromes. Wäre eine einseitige Wasserzufuhr der wirksame Factor, so würde dies den Rheotropismus dem Hydrotropismus nähern, wäre es der Druck, so läge darin eine Uebereinstimmung mit dem positiven Thigmotropismus.

Kann man denn bei einer in einem Wasserstrom wachsenden Wurzel, die also ringsum von Wasser umgeben ist, von einer ein-

1) Wiesner, a. aug. O., p. 139.

2) Molisch, Unters. über den Hydrotropismus, p. 927.

seitigen Wasserzufuhr sprechen? Dies wäre wohl kaum richtig, aber man könnte eine lebhaftere Wasseraufnahme auf der dem Strom zugekehrten Seite der Wurzel annehmen. In einer ruhigen Wassermasse absorbirt die Wurzel auf allen Seiten Wasser in gleicher Menge durch ihre Zellwandungen. Wenn aber das Wasser sich in einer Richtung bewegt, werden die Wassermolecüle auf der dem Strome zugekehrten Seite mit einer gewissen Kraft gegen die Zellwände gedrückt. Vielleicht wird das Eindringen der Wassermolecüle durch die Wände dadurch beschleunigt, sodass die Absorption auf dieser Seite gesteigert wird. Dies könnte die Reizursache sein.

Bei der hydrotropischen Krümmung befindet sich die Wurzel auch in einem Strome von Wasser, nämlich von Wasser in Gasform, welches von einer feuchten Fläche ausströmt. Der einen Seite der Wurzel werden Wassermolecüle in grösserer Menge zugeführt als der anderen, und dies nicht soviel wegen der Bewegung des Gasstromes als wegen der Diffusion des Wassergases in die Luft, wodurch die zugekehrte Seite der Wurzel sich in einem wasserreicheren Medium befindet, als die abgekehrte. Wenn man annimmt, dass hier die stärkere Wasserzufuhr und vielleicht auch eine stärkere Wasserabsorption, die Reizursache bildet, so könnte man für den Rheotropismus eine ähnliche Ursache finden in einer durch die Wasserbewegung verursachten stärkeren Wasseraufnahme an der dem Strom zugekehrten Fläche der Wurzel.

Meine Untersuchungen haben indessen dargelegt, dass die Wurzeln auch gegen äusserst langsame Wasserströme rheotropisch reagiren. Weil der Druck dieser Ströme sehr gering sein muss, so kann auch die Verschiedenheit in der Wasseraufnahme auf den beiden Seiten der Wurzeln dabei nur sehr geringfügig sein. In den hydrotropischen Versuchen muss diese Verschiedenheit grösser sein und dazu kommt noch, dass die Wurzel in solchen Versuchen sich in einem Zustand von Wasserbedürfniss befindet, wodurch ihre Empfindlichkeit gegen Verschiedenheiten in der Wasserzufuhr nur gesteigert werden kann. Aber dass eine in einem Strome von fliessendem Wasser sich befindende Wurzel durch einen jedenfalls sehr geringfügigen Unterschied in der Wasserzufuhr zu Krümmungen gezwungen werde, kommt mir weniger wahrscheinlich vor.

Noch andere Gründe sprechen gegen die Annahme, dass der Rheotropismus und der Hydrotropismus auf eine ähnliche Ursache zurückzuführen seien. Molisch sucht die Ursache der hydro-

tropischen Krümmung nicht in der stärkeren Wasserzufuhr auf der der feuchten Fläche zugekehrten Seite der Wurzel, sondern in der zu starken Verdunstung an der abgekehrten Seite. Die Reizquelle ist nach dieser Auffassung die relativ trockene Atmosphäre und die Krümmung also eine negative. Diese Erklärung, welche wenigstens ebenso viel für sich hat wie die andere, erlaubt keine Vergleiche zwischen Hydrotropismus und Rheotropismus. Und weiter ist beim Hydrotropismus nur die Wurzelspitze reizbar, beim Rheotropismus dagegen die Wachsthumszone. Dies macht es auch wahrscheinlich, dass die Reizursache in beiden nicht dieselbe ist.

Gehen wir jetzt zum zweiten Factor, dem Druck des Wasserstromes, über. Wie schon erwähnt, beobachtete Sachs[1]), dass die Wachsthumszone der Wurzel gegen den Druck eines festen Körpers empfindlich ist. Er fixirte Keimlinge in horizontaler Lage und befestigte neben jeder Wurzel eine Stecknadel oder ein Holzstäbchen, sodass dieselben auf die Wurzeln drückten. Die Berührungsstelle lag 1 bis 2 mm oberhalb der Spitze. Nach acht bis zehn Stunden oder später hatte die wachsende Region eine gegen die Nadel concave Krümmung ausgeführt. Das Wurzelende war dabei gewachsen, und eine ursprünglich 2—3 mm lange Zone war an der Nadel mit Reibung vorbeigeschoben. Diese Zone war am Ende des Versuches meist gerade, und Sachs vermuthet, dass hier eine Krümmung früher vorhanden gewesen war, und dass diese Zone sich wieder gerade gestreckt hatte. Die endgültige Krümmung lag an der Stelle allein, wo die Wurzel am Ende des Versuches von der Nadel berührt wurde und wo keine Verschiebung mehr stattgefunden hatte.

Darwin[2]) wiederholte die Versuche in der Weise, dass er kleine Kartonstücke mit Schellacklösung auf einer Seite der Wurzel 3—4 mm oberhalb der Spitze befestigte. Mit *Faba* bekam er fast kein Resultat, bei *Pisum* krümmten sich von 28 Wurzeln 13 nach der berührten Seite hin. Erstens ist aber hier zu bemerken, dass der in diesem Versuche auf die Wurzel ausgeübte Druck wohl geringer gewesen ist, als in dem Versuche Sachs' und dann lag die Berührungsstelle 1—2 mm höher.

Es ist wohl nach Sachs' Versuchen nicht zu bezweifeln, dass es einen positiven Thigmotropismus der Wachsthumszone der

1) Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, p. 437.

2) Darwin, The power of movement in plants, p. 155.

Wurzeln wirklich giebt. Indessen sind weitere Untersuchungen über diese Erscheinung zu wünschen.

Weil also der Druck eines festen Körpers auf die Wachsthumszone der Wurzel dieselbe zu einer positiven Krümmung veranlasst, so liegt es nahe, zu vermuthen, dass vielleicht auch der Druck eines Wasserstromes eine solche Krümmung hervorruft, und dass hierin die Erklärung der rheotropischen Krümmung gegeben ist. Es ist wahr, dass dieser Druck ein sehr geringer sein kann, aber erstens ist er auf eine grössere Fläche gleichmässig vertheilt, und dann wirkt er unaufhaltsam auf diese Fläche während der ganzen Versuchsdauer.

Es können aber gegen eine Gleichstellung des Rheotropismus mit dem Thigmotropismus wichtige Einwände erhoben werden. Den am besten gekannten Fall positiv thigmotropischer Krümmung liefern uns die Ranken. Durch Pfeffer's[1]) Untersuchungen wissen wir, dass nur der Druck eines festen Körpers im Stande ist, die Ranken zur Krümmung zu veranlassen. Ein Strahl einer Flüssigkeit ruft keine Krümmung hervor, auch nicht, wenn die Flüssigkeit Quecksilber ist. Auch ein kräftiger Druck einer 5—14 procentigen erstarrten Gelatinelösung ist ohne Effect. Krümmungen werden dagegen durch die Berührung mit festen Körpern, auch wenn sie in fein vertheiltem Zustande in einem Luft- oder Wasserstrome suspendirt sind, hervorgerufen.

Weil also in diesem Falle der Druck einer Flüssigkeit und derjenige eines festen Körpers gar nicht dieselbe Wirkung haben, so dürfen wir nicht ohne Weiteres annehmen, dass bei der rheotropischen Krümmung die Reizursache der Druck des Wasserstromes ist. Jedoch ist daran zu erinnern, dass der Thigmotropismus der Ranken nicht auf eine allgemeine Zelleigenschaft, sondern auf eine specifische Eigenthümlichkeit dieser Organe zurückzuführen ist. Die Wachsthumszone der Wurzel besitzt zwar, wie die Ranken, thigmotropische Reizbarkeit, aber es ist nicht a priori sicher, dass diese ganz denselben Gesetzen folgt, wie diejenige der Ranken. Wir müssen daher die Frage offen lassen, ob die rheotropische Krümmung durch den Druck des Wasserstromes hervorgerufen wird.

Noch eine Möglichkeit ist in Erwägung zu ziehen, diejenige nämlich, dass die rheotropische Krümmung überhaupt keine Reiz-

1) Pfeffer, Zur Kenntniss der Contactreize. Unters. aus dem botan. Inst. Tübingen. Bd. I, 1881—85, p. 486.

krümmung ist. Die positiv galvanotropische Krümmung (Elfving'sche Krümmung) und die positiv aërotropische Krümmung dürften nicht durch Reize, sondern durch eine beschädigende oder lähmende Einwirkung auf die betreffenden Zellen hervorgerufen werden, wodurch diese ihr Wachsthum einzustellen gezwungen werden. Wenn man annehmen dürfte, dass ein Wasserstrom einen solchen Einfluss ausüben könne, so würde dies die rheotropischen Erscheinungen vielleicht erklären können. Aber erstens kann ich mir nicht vorstellen, wie ein Wasserstrom, vorausgesetzt, dass er keine schädlichen Stoffe enthält, einen solchen Einfluss haben könne. Und dann spricht die geotropische Gegenkrümmung gegen diese Erklärung. Denn in der Zone dieser Krümmung übt der Wasserstrom doch keinen das Wachsthum hemmenden Einfluss aus. Diese Erklärungsweise scheint demgemäss nicht haltbar zu sein.

Nachdem ich jetzt die verschiedenen möglichen Ursachen der rheotropischen Krümmung besprochen habe, mag die Frage gestellt werden, welchen Zweck dieselben haben können. Die Wurzeln können sich in der Natur an Wasserströmungen in der Weise angepasst haben, dass sie die Krümmungen ausführen, weil sie dadurch einen Vortheil gewinnen oder einen schädlichen Einfluss vermeiden. Dass in der Natur rheotropische Krümmungen von den Wurzeln wirklich ausgeführt werden können, wird durch einige von Berg a. a. O., p. 15 angestellte Versuche sehr wahrscheinlich gemacht. Die natürlichen Wachsthumsbedingungen der Wurzeln wurden von ihm dadurch nachgeahmt, dass er die Wurzeln in einem von einem Wasserstrome durchsickerten Beete von Sand oder Moos wachsen liess. Er erzielte dabei, wenigsten in den Moosbeeten, deutliche rheotropische Krümmungen.

Man könnte annehmen, dass die Wurzeln gegen einen Wasserstrom wachsen um in dieser Weise wasserreichere Stellen in ihrer Umgebung aufzusuchen. Diese Auffassung lässt sich mit dem Umstande vereinen, dass die Wurzeln auch gegen äusserst schwache Strömungen empfindlich sind, denn die Wurzeln meiner Versuchspflanzen wachsen im Erdboden, und die Wasserströme, die den Erdboden durchsickern, können wohl nur sehr schwach sein.

Ich glaube doch nicht, dass diese Erklärungsweise stichhaltig ist. Das günstigste Medium der untersuchten Wurzeln dürfte nicht ein mit Wasser ganz durchtränkter, sondern ein mässig feuchter, Lufträume enthaltender Erdboden sein. Wenn ein Wasserstrom durch den Erdboden fliesst, bietet er der Wurzel

keine besonders günstigen Bedingungen dar, und die Wurzel scheint keinen Vortheil dadurch zu gewinnen, dass sie seiner Quelle entgegen wächst.

Eine andere Erklärung wäre die folgende: Der Wasserstrom kann, wenn er stark genug ist, die Wurzel mit sich reissen und sie biegen, und je mehr die Wurzel in die Länge wächst, desto stärker wird die mechanische Wirkung des Stromes. Aber durch die Krümmung gegen den Strom erreicht die Wurzel, dass diese Wirkung während des Wachsthums nicht oder doch nicht viel gesteigert wird. Zwar würde eine Krümmung in der entgegengesetzten Richtung ungefähr denselben Effect haben, aber dies hebt die Möglichkeit dieser Erklärungsweise nicht auf. Indessen kann dieselbe höchstens die durch starke Wasserströme verursachten Krümmungen erklären, schwache Strömungen, z. B. von 2 cm in der Minute, üben einen so gelinden mechanischen Druck aus, dass dabei wohl keine Biegung stattfinden kann. Und überhaupt dürfte im Erdboden, wo diese Pflanzen ihren natürlichen Standort haben, eine Biegung der Wurzel durch einen Wasserstrom nicht stattfinden können, weil die Wurzel hier von Erdpartikelchen gestützt und in ihrer Lage fixirt ist. Ich kann daher auch dieser Erklärung keinen grösseren Werth beimessen.

Vielleicht kann noch eine andere teleologische Erklärung erdacht werden, aber es ist auch denkbar, dass die rheotropischen Krümmungen überhaupt keinen Zweck haben, sondern dass sie Nebenerscheinungen sind, welche wegen einer Anpassung der Wurzel an irgend einen anderen, Krümmungen hervorrufenden Einfluss als nothwendige Folge eintreten müssen.

Aus diesen Erwägungen dürfte hervorgehen, dass es zur Zeit nicht möglich ist, über die Ursachen oder Zwecke der rheotropischen Krümmungen eine bestimmte Meinung auszusprechen. Weitere Untersuchungen sind nothwendig, um über die Natur dieser Erscheinungen Aufklärung zu gewinnen.

Der Sinn der Mycorhizenbildung.

Eine vergleichend-biologische Studie.

Von

E. Stahl.

Mit 2 Textfiguren.

I. Einleitung.

Das Problem der Mycorhizenbildung, um dessen Förderung sich vor allen Frank verdient gemacht hat, ist seit dem Erscheinen der ersten Arbeit dieses Forschers[1]) und der schon früher erschienenen Abhandlung von Kamienski[2]) Gegenstand zahlreicher Einzelforschungen, wie auch einiger zusammenfassender Darstellungen[3]) gewesen. Indem ich hier, mit Hinweis auf letztere, die Bekanntschaft mit den wichtigsten einschlägigen Arbeiten voraussetze, theile ich aus den vorhandenen Abhandlungen nur einiges mit, was auf die Deutung der Rolle der Wurzelpilze bei der Ernährung der sie beherbergenden Pflanzen Bezug hat. Hierin gehen nicht nur in untergeordneten Punkten, sondern im Wesen der ganzen Auffassung, die Ansichten zum Theil weit auseinander. Während die Mehrzahl der Forscher, denen ich mich anschliesse, nach Frank's Vorgang einen fördernden Einfluss des Pilzes annehmen und zu begründen suchen, fehlt es nicht an solchen, welche

1) B. Frank, Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Berichte der deutsch. botan. Gesellsch., 1885.

2) Kamienski, Die vegetativen Organe der *Monotropa hypopitys*. Botan. Zeitung, 1881.

3) B. Frank, Lehrbuch der Botanik, Bd. I, 1892; G. Sarauw, Rod Symbiose og Mykorrhiza soerlig hos Skovtraerne (Botanisk Tidskrift, Bd. XVIII); ein eigenes Referat vom Verfasser in den Beiheften zum botanischen Centralblatt 1896; Freiherr von Tubeuf, Pflanzenkrankheiten. Berlin 1895; Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises etc. Annales du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XIV, 1896.

die Mycorhizenpilze höchstens als mehr oder weniger harmlose Parasiten anzusehen geneigt sind.

Frank's Anschauungen haben sich, wie es bei einem so neuen und complexen Problem nicht anders erwartet werden kann, im Laufe seiner Untersuchungen zum Theil nicht unwesentlich geändert: auch ist seine Auffassung der ectotrophen Mycorhizen eine andere als die der entotrophen. Für die ectotrophen Mycorhizen, bei welchen die fast stets haarfreien Wurzeln von einem zusammenhängenden, die Wurzel nach aussen abschliessenden Pilzmantel umgeben sind, nimmt Frank (Lehrbuch p. 263) an, dass die Pilzmycelien sich bei der Ernährung der grünen Pflanze in der Weise betheiligen, dass sie die gesammte Zufuhr von Wasser und von Bodennährstoffen besorgen. Ein besonderes Gewicht wird ausserdem auf die durch die Pilze vermittelte Nutzbarmachung der organischen Humusbestandtheile gelegt, wobei die aus der Betrachtung von *Monotropa* — welche, wie Kamienski gezeigt hat, in ihrer Ernährung ganz auf Pilze angewiesen ist — gewonnene Anschauung auch auf die chlorophyllreichen Mycorhizenpflanzen übertragen wird. In der That ist bei letzteren in den an Humus reichsten oberen Schichten des Substrates stets auch die Ausbildung der Wurzeln zu Mycorhizen am regelmässigsten durchgeführt, während sie mit der Abnahme des Humus in den tieferen Bodenschichten immer mehr zurücktritt.

Eine experimentelle Stütze für seine Theorie der Humusausnutzung fand Frank in seinen bekannten Kulturversuchen mit Keimpflanzen von Buche und Kiefer, welche es ihm nicht gelang in sterilisirtem Humus zu gesunden Pflanzen heranzuziehen. während die in nicht sterilisirte Töpfe gesetzten Pflänzchen bald typische Mycorhizen bildeten und sich gesund und kräftig weiterentwickelten. Frank schliesst hieraus, dass die Ernährung von Buche und Kiefer mit Humus nur durch die Mitwirkung des Symbiosepilzes geschehen könne. Es liegt, nach ihm, die Annahme am nächsten, dass es irgend eine Kraft der Nahrungserwerbung, welche bei dem Pilze grösser als bei den gewöhnlichen Pflanzenwurzeln ist, sein muss, die das Entscheidende bei der Herbeiführung dieses symbiotischen Verhältnisses gewesen ist . . . „Die von mir aufgestellte Theorie geht also dahin, dass für die Bäume der Waldhumus eine wichtige Nahrungsquelle ist und dass ihnen durch ihre *Mycorhiza*-Pilze die Humusbestandtheile besonders leicht nutzbar gemacht werden“ (Lehrbuch p. 263). Hiermit wird

also die in der pflanzlichen Ernährungslehre vergessene Theorie der directen Ernährung grüner Pflanzen durch den Humus, wenn auch in veränderter Fassung, wieder erneuert.

Für die entotrophen Mycorhizenpflanzen, die eine freie, in vielen Fällen mit Haaren versehene Wurzeloberfläche haben und bei welchen in Folge dessen die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen durch die Wurzeln direct stattfinden kann, nahmen Frank und seine Schüler Schlicht[1]) und Höveler zunächst an, dass die Pilze ebenfalls die directe Ernährung der Pflanzen aus dem Humus vermitteln.

Später hat jedoch Frank[2]) die Bedeutung der entotrophen Mycorhizenbildung nach einer anderen Seite gesucht. Eine vermittelnde Rolle des Pilzes zwischen der Wurzel und ihrer Umgebung auch jetzt noch für möglich haltend, kommt er auf Grund von neuen an Orchideenmycorhizen angestellten Untersuchungen, die ihn gelehrt hatten, dass die Pilze ihre Eiweissstoffe an die sie beherbergende Pflanze abgeben, dazu, diese Einrichtung dem Insectenfang der insectivoren Pflanzen zu vergleichen, wobei die entotrophen Mycorhizen geradezu als Pilzfallen und die sie führenden Gewächse als pilzverdauende Pflanzen bezeichnet werden[3]).

---

1) Schlicht: Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mycorhizen. Landwirthschaftliche Jahrbücher von Thiel. Bd. XVIII, 1889, p. 493. Höveler, Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, 1892.

2) Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1891; vergl. auch das Lehrbuch desselben Verfassers.

3) Da ich im Laufe dieser Arbeit auf die Veränderungen, welche die Pilzhyphen in den Mycorhizen durchmachen, nicht zurückkommen werde, theile ich hier gleich einige diese Frage betreffenden Beobachtungen mit, welche die von Frank an den Mycorhizen der Orchideen, besonders von *O. latifolia* angestellten Untersuchungen, wonach die vorher inhaltsreichen Pilzelemente mit Ausnahme der Zellwände aufgezehrt werden, durchaus bestätigen. Mitte März wurden noch ruhende Knollen von *Gymnadenia conopea* ausgegraben, rein gewaschen und bei einer Temperatur von etwa 20° im Dunkeln aufbewahrt. Schon nach wenigen Tagen hatten die im Rindenparenchym der Wurzeln enthaltenen bekannten Pilzknäuel neue Hyphen gebildet, an denen einige grosse, blasig angeschwollene, mit dichtem, eiweissreichem Inhalt versehene Zellen entstanden waren. Nach einigen weiteren Tagen, während welchen die Knospen der *Gymnadenia* selbst zu wachsen begonnen hatten, fand ich die erwähnten Blasen, wie auch die Hyphen völlig entleert, die im übrigen intact scheinenden Zellwände mehr oder weniger collabirt. Da ausserhalb wie innerhalb der Wurzeln von intacten Pilzhyphen nichts mehr zu finden war und also der Pilz nicht etwa weiter gewachsen sein konnte, so bleibt keine andere Erklärung des Thatbestandes übrig als die von Frank aufgestellte, dass nämlich der Inhalt der Pilzhyphen von der Orchidee aufgezehrt wird.

Im Gegensatz zu Frank und seinen Schülern, welche ento- und ectotrophe Mycorhizen verschieden beurtheilen, steht Percy Groom[1]), welcher beiderlei Mycorhizenformen dieselbe Bedeutung zuschreibt: Pilze und Gefässpflanzen betheiligen sich bei der Ernährung in der Weise, dass letztere die Kohlehydrate liefern, welche die chlorophyllhaltigen Mycorhizenpflanzen beim Process der Kohlenstoffassimilation selbstständig erzeugen oder aus dem kohlenstoffreichen Substrat, dem Humus aufnehmen. Diese letztere Herkunft des Kohlenstoffs, welche bei chlorophyllfreien Saprophyten die einzig mögliche ist, braucht nach bekannten neueren Untersuchungen auch für die grünen Pflanzen nicht ausgeschlossen zu sein. Die Bedeutung der Pilze für die Blüthenpflanzen findet Percy Groom, auf einer inzwischen hinfällig gewordenen Hypothese von Schimper[2]) fussend, darin, dass die ersteren, abweichend von den grünen Gewächsen, im Stande seien, auch ohne Mitwirkung des Lichtes die aus dem Boden aufgenommenen anorganischen Salze, speciell Stickstoffverbindungen, zu Proteinstoffen zu verarbeiten.

Wieder einer anderen Vorstellung von dem Wesen dieser Symbiose, speciell im Fall der entotrophen Mycorhizen, begegnen wir bei Janse (l. c. p. 200). Einen schon von Frank geäusserten Gedanken weiter ausbauend, betrachtet er den entophyten Pilz. wie die Rhizobien der Leguminosen und die in Erlenwurzeln vorkommende *Frankia Alni* als einen facultativ aeroben Organismus, der, im Innern der Wurzel dem Sauerstoff entzogen, im Stande sein soll, den freien Stickstoff zu fixiren. Die Wirthspflanze würde dann dem Entophyten den grössten Theil der von ihm gebildeten organischen Stickstoffverbindungen entziehen und sich auf diese Weise den gewährten Schutz und die gelieferten Kohlehydrate bezahlen lassen. Die Versuche, welche Janse (l. c. p. 201) mit aus Samen gezogenen Pflanzen von *Coffea arabica* und *C. liberica* angestellt hat, ergaben jedoch bloss negative Resultate, da die in sterilisirter Erde kultivirten mycorhizenfreien Exemplare ein ebenso üppiges Gedeihen zeigten als die in nicht sterilisirtem Substrate stehenden Pflanzen, deren Wurzeln reichlich verpilzt waren.

Während es Janse nicht gelungen ist, durch Versuche die Richtigkeit seiner Hypothese von der Verwerthung des freien Stick-

1) Percy Groom: On *Thismia aseroe* and its Mycorhiza. Annals of Botany. Vol. IX, 1895.

2) A. F. W. Schimper. Ueber Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Zeitung 1888, p. 25.

stoffs zu beweisen, wollen Nobbe und Hiltner[1]) mit *Podocarpus* günstigere Resultate erzielt haben. Aus ihren vor kurzem in einer vorläufigen Notiz mitgetheilten Versuchsergebnissen ziehen sie den Schluss, dass die Knöllchen von *Podocarpus chinensis*, die sie zu den entotrophen Mycorhizen rechnen, dieser Pflanze die Fähigkeit verleihen, den freien Stickstoff der Luft zu verwerthen.

Während die bisher erwähnten Forscher, so sehr sie auch im einzelnen von einander abweichen mögen, darin einig sind, in der Vereinigung von Pilz und Gefässpflanze ein die letztere förderndes symbiotisches Verhältniss zu erblicken, verhalten sich andere Botaniker dieser Auffassung gegenüber mehr oder weniger skeptisch oder geradezu ablehnend. So ist nach Gibelli[2]) der an den Wurzeln von *Castanea vesca* vorkommende Pilz für diese ohne grössere Bedeutung; er findet als Parasit geduldete Zuflucht, ohne der Wurzel bemerkbaren Schaden zuzufügen. Sehr bemerkenswerth ist es, dass auch G. Sarauw, ein früherer Schüler von Frank, auf Grund von Versuchen, deren Publication noch aussteht, geneigt ist, sich der Auffassung von Gibelli anzuschliessen. Aehnlich denken auch Chodat und Lendner[3]), die aus der Beobachtung, nach welcher in der älteren Wurzelregion von *Listera cordata* Pilzhyphen sowie Plasma und Zellkern gleichzeitig degeneriren, die Folgerung ziehen, dass der Pilz von der Orchidee, welche dank ihrem reichlichen Wurzelsystem für ihren Bedarf genügende Absorption zu bewirken vermag, keineswegs aufgesogen, verdaut werde; derselbe sei vielmehr nichts anderes als ein unschädlicher Parasit.

Einen ablehnenden oder mindestens skeptischen Standpunkt nehmen auch verschiedene Forstbotaniker[4]) ein, welche sich über Frank's Ansichten geäussert haben.

Es liegt mir fern, die verschiedenen, hier nicht einmal vollständig angeführten Hypothesen und Meinungen von dem Wesen der Mycorhizenbildungen einer eingehenden Discussion zu unter-

1) Die endotrophe Mycorhize von *Podocarpus* und ihre physiologische Bedeutung. Landwirthschaftliche Versuchsstationen. Bd. LI., p. 241, 1898.

2) Vergl. die oben citirte Zusammenstellung von Sarauw, wie auch Penzig: Die Krankheit der Edelkastanien und B. Frank's Mycorhiza. Ber. der deutsch. bot. Gesellschaft, 1885, p. 301.

3) R. Chodat et A. Lendner, Sur les mycorhizes du Listera cordata. Bulletin de l'Herbier Boissier. T. IV, 1896.

4) Vergl. Hartig: Ueber die symbiotischen Erscheinungen im Pflanzenleben. Bot. Centralblatt 1886, I, p. 350; Ramann: Forstliche Bodenkunde und Standortslehre, p. 302, Berlin 1893.

werfen. Ich habe sie nur mitgetheilt um zu zeigen, wie sehr die Meinungen noch auseinandergehen und wie schwankend die Ansichten in dieser noch lange nicht spruchreifen Angelegenheit sind. Angesichts dieser grossen Unsicherheit fragt es sich, ob nicht durch andere Methoden als die bisher angewandten es möglich sein sollte, der Beantwortung der zahlreichen einschlägigen Fragen näher zu treten. Selbstredend kann nur durch die experimentale Behandlung, wozu die Anfänge ja schon vorhanden sind, eine feste Basis gewonnen werden. Sollen aber die Experimente in zweckentsprechender Weise ausgeführt werden, so müssen ganz präcise Fragestellungen möglich sein. Diesen Zustand herbeizuführen, scheint mir vor allem die von biologischen Gesichtspunkten geleitete vergleichende Betrachtung geeignet; sie wird die Directive geben bei der Auswahl der Versuche, wie auch der geeignetsten Versuchspflanzen.

Ich habe es mir nicht versagt, die bei einem mehrjährigen Studium gewonnenen Anschauungen zu einer Theorie zusammen zu schliessen, die ich hiermit den Fachgenossen zur Prüfung unterbreite. Neben manchen sicher begründeten Ansichten wird man an nicht wenigen Stellen vorläufigen Annahmen, statt feststehenden Resultaten begegnen. Bei der Complication des Gegenstandes war es mir nicht möglich anders zu verfahren und wenn ich trotzdem eine einigermaassen geschlossene Theorie zu entwickeln versucht habe, so geschah dies einerseits in dem vollen Bewusstsein der vielen noch auszufüllenden Lücken, andererseits aber auch in der festen Ueberzeugung, dass dadurch der Fortschritt eher gefördert wird als durch Erörterung von allerlei Möglichkeiten, die andere Forscher zur Prüfung weit weniger anregen als eine geschlossene, wenn auch etwas einseitige und daher zum Widerspruch reizende Durchführung eines geraden Gedankengangs.

Die erste Aufgabe, die ich mir gestellt habe, bestand darin eine möglichst grosse Zahl der einheimischen Gewächse auf das Vorkommen oder Fehlen von Mycorhizen zu prüfen, um so in Verbindung mit den bereits vorhandenen Beobachtungen anderer Forscher ein umfangreiches Material zur vergleichenden Untersuchung zu gewinnen.

Die überwiegende Mehrzahl der untersuchten Gewächse lieferte mir die pflanzenreiche Umgegend von Jena, wo ich zu verschiedenen Jahreszeiten die Durchsicht der Wurzeln zahlreicher Pflanzen vorgenommen habe. Weiteres Material wurde gesammelt

bei Oberhof im Thüringer Wald (800 m über dem Meer), in der Rheinebene bei Strassburg, in der Umgegend von Baden-Baden, auf dem Feldberg im Schwarzwald (zwischen 1200 und 1400 m ü. d. M.), im Aargauer Jura bei Olten. Alpine Arten, die aus Höhen von 1800 bis 3000 m stammen, wurden im Engadin bei St. Moritz und Sils-Maria gesammelt. Die Pflanzen des Mittelmeergebiets stammen von der Riviera di Levante und zwar von verschiedenen Standorten zwischen Genua und Pisa. Einige weitere südeuropäische Arten lieferten die Umgebungen von Botzen und Arco in Südtirol. Die verwendeten Halophyten endlich wurden bei Chiavari an der Riviera und bei der Marina an der Arnomündung gesammelt.

Bei dem umfangreichen Material, welches der Untersuchung unterworfen werden musste, konnte für die einzelnen Objecte nicht viel Zeit verwendet werden. Meist genügten übrigens schon wenige Quer- und Längsschnitte durch verschiedene Wurzeln, um die Thatsache der Verpilzung festzustellen. Bei Pflanzen, die ein besonderes Interesse beanspruchen, wurde die Untersuchung auf zahlreichere, wo möglich verschiedenen Standorten entstammende Exemplare ausgedehnt.

Die Häufigkeit der Verpilzung ist bei verschiedenen Gewächsen, selbst wenn die Wurzeln aus demselben Substrat entnommen worden sind, in hohem Grade verschieden. Während bei den einen Pflanzen man auf jedem Querschnitt massenhaften Pilzbildungen begegnet und die verpilzten Zellen bei entotrophen Mycorhizen geschlossene Hohlcylinder des Rindenparenchyms einnehmen, tritt bei anderen die Verpilzung mehr sporadisch auf, und oft sind zahlreiche Schnitte zu durchmustern, ehe es gelingt, die vereinzelten Pilznester aufzufinden.

Man könnte hier den Einwand machen, dass aus der Thatsache der Verpilzung noch keineswegs auf das Vorhandensein einer echten Mycorhizenbildung geschlossen werden dürfe. Es muss zugegeben werden, dass eine Verwechselung von pathogenen Pilzen mit ächten Mycorhizenpilzen, namentlich bei wenig eingehender Untersuchung nicht ausgeschlossen ist; doch sind bei den entotrophen Mycorhizen, um die es sich hier hauptsächlich handelt, die namentlich von Janse eingehender beschriebenen Bildungen so charakteristisch, dass man bei einiger Uebung wohl meist die richtige Diagnose stellen wird. Uebrigens sei bemerkt, dass bei stets mycorhizenfreien Pflanzen, z. B. Cruciferen, Papaveraceen,



Fumariaceen, Caryophylleen, Cyperaceen, Polypodiaceen, man die Wurzeln entweder ganz pilzfrei oder doch nur gelegentlich von Hyphen durchwachsen findet, deren von demjenigen der Mycorhizenpilze durchaus abweichendes Verhalten sie ohne weiteres als parasitäre Bildungen erkennen lässt.

II. Verbreitung der Mycorhizen.

Nach dem Erscheinen der ersten Arbeiten Frank's konnte man annehmen, dass die Mycorhizensymbiose, wenn auch für gewisse biologische Gruppen charakteristisch, doch nur ein beschränktes Vorkommen im Pflanzenreich zeige. Bald hat sich jedoch herausgestellt, dass Wurzelverpilzung zu den verbreitetsten Erscheinungen gehört. Namentlich hat sich aus den schon erwähnten Untersuchungen von Schlicht ergeben, dass nicht nur bestandbildende Waldbäume und Heidesträucher, Saprophyten und Pflanzen, wie unsere chlorophyllreichen Orchideen, die man schon seit längerer Zeit als Halbsaprophyten anzusehen geneigt war, Symbiose mit Pilzen eingehen, sondern auch zahlreiche andere grüne Pflanzen, an deren selbstständiger Ernährungsfähigkeit man bisher niemals gezweifelt hatte. Die bisher ungeahnte Verbreitung der Mycorhizenbildung ist dann durch Janse (l. c.) auch für die Flora der westjavanischen Bergwälder nachgewiesen worden.

Für die einheimische Flora haben mir die eigenen Untersuchungen erlaubt zahlreiche neue Fälle zu den bereits bekannten hinzuzufügen. Ich halte es für überflüssig eine vollständige Liste der bereits bekannten und von mir neu aufgefundenen Fälle von Wurzelverpilzung mitzutheilen. Wie unvollständig eine solche ausfallen würde, geht daraus hervor, dass ich nach einer jeden, namentlich in der dazu günstigsten Herbstzeit, dem Aufsuchen von Mycorhizen gewidmeten Excursion neue Fälle aufzeichnen konnte. Schon jetzt lässt sich ohne Uebertreibung behaupten, dass die Mycorhizen führenden Gefässpflanzen mindesten ebenso zahlreich, wenn nicht gar zahlreicher sind, als diejenigen, welche dieser Bildungen entbehren. So fand Schlicht von 105 in Norddeutschland gesammelten Arten nicht weniger als 70, wenigstens gelegentlich, mit Mycorhizen versehen. Noch verbreiteter ist diese Symbiose in den Gebirgen Westjavas, wo Janse von 75 unter-

suchten Arten aus dem Urwalde von Tjibodas nicht weniger als 69 verpilzt fand. Fehlen nun zwar nach den bisherigen Erfahrungen Mycorhizen bei allen submersen und schwimmenden Wassergewächsen und einzelnen artenreichen Familien (Cyperaceen, Cruciferen, Polypodiaceen), so dürfte sich trotzdem bei genauerer Feststellung ergeben, dass die Mehrzahl der höheren Pflanzen, wenigstens gelegentlich, in diese Symbiose mit Pilzen eingeht.

Holzgewächse.

Frank, der seine Aufmerksamkeit vorwiegend den Waldbäumen gewidmet hat, sagt in seiner neuesten Aeusserung[1]) über diesen Gegenstand, dass alle waldbildenden Cupuliferen und Coniferen mit Mycorhizen versehen sind, dass dieselben meist auch bei *Populus* und *Salix*, ferner bei *Tilia* vorkommen, dagegen bei *Fraxinus*, *Acer* und *Ulmus* fehlen. In seiner ersten bedeutungsvollen Arbeit über diese Frage (Berichte der deutschen bot. Ges., 1885) hatte er eine Anzahl von Bäumen aufgezählt, bei welchen es ihm nicht gelungen war, Wurzelverpilzung festzustellen. Seine Angaben bedürfen jedoch nach dieser Seite einer Ergänzung, die namentlich dadurch nothwendig geworden ist, als er nur nach den meist auch schon makroskopisch leicht erkennbaren ectotrophen Mycorhizen gesucht hat und ihm hierbei die äusserlich oft nicht wahrnehmbaren entotrophen Mycorhizen leicht entgehen konnten.

Schon bei den Coniferen, von welchen Frank bloss ectotrophe Mycorhizen kannte, fehlt es nicht an entotrophen Mycorhizen. Sarauw[2]) hat solche bei *Juniperus communis* gefunden und v. Tubeuf[3]) giebt sie an für *Taxus baccata* und verschiedene exotische Nadelhölzer: *Ginkgo*, *Cephalotaxus*, *Cryptomeria*, *Wellingtonia*, *Chamaecyparis*, *Araucaria* u. s. w. Von eigenen Beobachtungen erwähne ich bloss, dass ich im Oberengadin an humusreichen Stellen des lichten Arvenwaldes *(Pinus cembra)* in den Wurzeln der strauchigen *Juniperus nana* bald entotrophe, bald ectotrophe Mycorhizen vorfand. Dieser Umstand spricht

1) A. B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. II. Auflage, I. Bd. p. 293.

2) Sarauw, Rodsymbiose og Mykorhizer. Botanisk Tidskrift, Bd. 18, p. 127, citirt nach Bot. Jahresbericht 1893, p. 177.

3) Dr. Karl Freiherr von Tubeuf: Die Haarbildungen der Coniferen. S. A. der Forstlich-naturwissenschaftlichen Zeitschrift 1896, p. 43.

dafür, dass beiderlei Bildungen sich gegenseitig vertreten können, eine Ansicht, die auch schon von Sarauw (l. c.) ausgesprochen worden ist.

Das genauer bekannte Verhalten der Cupuliferen hier nicht weiter berücksichtigend, betrachten wir bloss diejenigen Laubbäume und Sträucher, bei welchen die Mycorhizen weniger constant auftreten oder für welche ihr Vorkommen noch nicht hinreichend sicher festgestellt worden ist.

Bei *Betula* tritt äussere Wurzelverpilzung viel weniger regelmässig auf als bei den Cupuliferen. Frank hatte sie zuerst bei *B. alba* vergeblich gesucht, später aber aufgefunden. Woronin[1]) fand sie vereinzelt bei diesem Baum, desgleichen Höveler[2]) an im Hochmoore gewachsener *Betula pubescens.* Die Angaben von Frank über das schwankende Verhalten der Salicineen kann ich bestätigen. An Bachrändern suchte ich vergebens nach ectotrophen Mycorhizen bei *Salix purpurea, S. triandra,* fand sie dagegen in schattigen, humusreichen Laubwäldern bei *Salix capraea* und *S. aurita.* Unter den Pappeln scheint *Populus tremula* am häufigsten verpilzte Wurzeln zu haben; sie begegneten mir sowohl in den Alpen als im Tieflande. Bei *Populus nigra* fand ich nur auf magerem Sandboden innere Wurzelverpilzung, deren Natur mir ausserdem zweifelhaft geblieben ist.

In der Familie der Pomaceen traf ich ectotrophe Mycorhizen bei wild wachsendem *Pirus communis,* bei *Crataegus oxyacantha, Sorbus torminalis* und *S. aucuparia,* bei letzterer Art in mächtiger Ausbildung schon bei auf humusreichem Boden stehenden Keimpflanzen. Unter den Amygdaleen finden sie sich z. B. bei *Prunus spinosa* (nach Frank), bei *Pr. avium, Pr. cerasus.*

In der Gattung *Acer,* welche Frank noch als mycorhizenfrei anführt, fehlen Mycorhizen und zwar entotrophe keineswegs. Sarauw erwähnt sie von *A. pseudoplatanus.* Ich fand sie ausserdem bei *A. platanoides, A. campestre, A. negundo.* Dasselbe gilt für im Walde angepflanzte Exemplare von *Aesculus hippocastanum.* Wenn auch die feineren Ulmenwurzeln des öfteren sich pilzfrei erweisen, so trifft man doch hie und da innere Verpilzung. Bei *Ulmus montana* entdeckte sie Sarauw; ich selbst fand sie

1) M. Woronin, Ueber die Pilzwurzel (Mycorhiza von B. Frank). Berichte der deutschen bot. Ges., 1885, p. 205.

2) W. Höveler, Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen. Jahrbücher für wissensch. Bot. Bd. XXIV.

bei *U. campestris.* Selten verpilzt sind die Wurzeln der Esche *(Fraxinus excelsior)*, namentlich auf feuchter Unterlage, welche diesem Baume besonders zusagt. Auf humösem trockenem Waldboden lassen sich dagegen schon bei Keimpflanzen entotrophe Mycorhizen auffinden.

Von dem hier Mitgetheilten wollen wir uns einstweilen merken, dass die Arten der Gattungen *Fraxinus, Ulmus, Salix, Populus,* ferner auch *Betula* weit spärlicher von Pilzen bewohnte Wurzeln haben, als die übrigen aufgezählten Baumgeschlechter. Gänzlich vergebens habe ich bis jetzt nach Mycorhizen gesucht bei *Sambucus nigra, Liriodendron tulipifera, Juglans regia, Ailanthus glandulosa, Rhus typhina* und den alpinen Sträuchern *Ribes petraeum, Lonicera alpigena, Rhamnus saxatilis.* Ganz abgesehen von den Ericaceen und *Empetrum*, deren eigenartige Mycorhizen von Frank eingehend beschrieben worden sind, konnten entotrophe Mycorhizen nachgewiesen werden bei *Ligustrum vulgare, Syringa vulgaris, Lonicera caprifolium, L. periclymenum, L. xylosteum, L. nigra, L. coerulea, Linnaea borealis, Daphne alpina* (letztere vier in den Alpen); *Cornus sanguinea, Viburnum lantana, Rhamnus frangula, Ilex aquifolium, Evonymus europaeus, Cotoneaster vulgaris, Rosa spec., Clematis vitalba, Ampelopsis quinquefolia, Vitis vinifera* (in einem verwilderten Weinberge). Nur selten wurde Wurzelverpilzung gefunden bei *Rubus idaeus* und *Sambucus racemosa.* Von den untersuchten südeuropäischen Sträuchern führten entotrophe Mycorhizen: *Juniperus oxycedrus, Ruscus aculeatus, Fraxinus ornus, Pistacia lentiscus, Cercis siliquastrum, Ulex europaeus, Spartium junceum, Cytisus laburnum, Viburnum tinus.* Bei *Tamarix africana* war dagegen keine Spur davon zu entdecken.

Krautige Gewächse.

Ueber die grosse Verbreitung entotropher Mycorhizen bei krautigen Gewächsen sind wir namentlich durch die schon genannten Mittheilungen von Schlicht unterrichtet. Er fand sie sowohl bei ein- und zweijährigen als bei perennirenden Kräutern. Gänzlich gehen sie nach ihm den eigentlichen Wasserpflanzen ab, während sie bei Uferpflanzen, allerdings wenig häufig, vorkommen. Am häufigsten begegnete er ihnen bei auf humusreichem Boden gewachsenen Kräutern; aber auch auf mehr sandigem, humusarmem Substrat, ja selbst auf reinem Sande konnte er ihre Gegenwart bei

nicht wenigen Pflanzen feststellen; nur „typische Sandpflanzen“, wie *Corynephorus canescens, Carex arenaria, Brassica napus* sollen dieselben vollständig entbehren. Auf an mineralischen Nährstoffen reichen Kulturböden, wie Aeckern, Gärten, Schutthaufen fand er die Mehrzahl der Pflanzen pilzfrei, unter anderen auch solche, die auf unkultivirtem Boden sich mycorhizenführend erwiesen hatten.

Da sich diese Angaben über die Verbreitung der Wurzelverpilzung nur auf wenige Punkte von Norddeutschland beziehen, so wird es nicht überflüsssig sein, auch über einige Vorkommnisse aus anderen Gegenden zu berichten.

Die krautigen Gewächse der vorwiegend trockenen, bewaldeten und unbewaldeten Muschelkalkberge der Umgegend Jena's fand ich, gleichwie die bereits besprochenen Holzgewächse, der grossen Mehrzahl nach mit entotrophen Mycorhizen versehen.

Es wurden solche gefunden bei sämmtlichen hier vorkommenden Anemonen: *Anemone hepatica, A. pulsatilla, A. sylvestris, A. nemorosa, A. ranunculoides;* ferner bei *Actaea spicata, Aquilegia vulgaris;* bei *Linum catharticum*[1]), *Aegopodium podagraria, Daucus carota, Pimpinella saxifraga, Bupleurum falcatum, B. longifolium, Pastinaca sativa, Eryngium campestre, Sedum maximum, Poterium sanguisorba, Polygala amara, P. comosa, Euphorbia cyparissias, Asarum europaeum.* Aus der Familie der Papilionaceen führten die Wurzeln, neben den bekannten Knöllchen, entotrophe Mycorhizen: *Onobrychis sativa, Anthyllis vulneraria, Genista tinctoria, Orobus vernus.*

Von Gamopetalen hatten verpilzte Wurzeln viele Compositen, z. B. *Hieracium sylvaticum, H. umbellatum, Inula conyza, Centaurea scabiosa.* Das gleiche gilt von *Atropa belladonna, Asperula cynanchica, Vinca minor, Valeriana officinalis; Scabiosa columbaria, Teucrium montanum, Lithospermum purpureo-coeruleum, Verbascum lychnitis, V. thapsiforme, Gentiana ciliata, G. germanica, G. cruciata, Plantago media.*

---

1) *Linum usitatissimum* ist die einzige annuelle Kulturpflanze, deren Wurzeln ich stets reichlich verpilzt fand. Vergleichende Kulturversuche dieser Pflanze auf sterilisirtem und nicht sterilisirtem Boden ergaben keine klaren Resultate, sodass es mir unentschieden blieb, ob in dem Pilze ein unter gewissen Verhältnissen nützlicher Symbiont oder ein relativ harmloser Parasit zu erblicken sei. Das Studium dieses, wie mir scheint, noch unbekannt gebliebenen Pilzes sei hiermit den Erforschern der Pflanzenkrankheiten empfohlen.

Bei den zu den typischen Humusbewohnern zu rechnenden Pirolaceen hatte Frank vergeblich nach den für die Ericaceen so charakteristischen Pilzbildungen in den grossen Oberhautzellen gesucht. An den zur Blüthezeit herausgegrabenen Wurzeln suchte ich zunächst ebenfalls vergebens darnach, fand sie aber dann reichlich im Herbst bei *Pirola secunda, P. uniflora, P. chlorantha, P. minor, P. umbellata.* In einer soeben erschienenen Arbeit[1]) schildert Kramar das eigenthümliche Verhalten von *Pirola rotundifolia*, welche an ihren Wurzeln keulenförmige Knöllchen trägt, die entotrophe Mycorhizen darstellen, aber ausserdem constant einen äusseren Pilzmantel führen.

Auch bei den Gräsern der trockenen, humusarmen Kalkberge fehlen entotrophe Mycorhizen nicht. Gesehen wurden sie unter anderen bei *Sesleria coerulea* und *Brachypodium pinnatum.*

Ohne jede Spur von Wurzelverpilzung waren *Carex humilis, Corydalis solida, Chelidonium majus, Pulmonaria officinalis,* sämmtliche daraufhin untersuchten Cruciferen und zwar nicht nur die auf Kulturboden stehenden, sondern auch die im schattigen Walde oder an trockenen Berghängen gewachsenen Arten: *Dentaria bulbifera, Erysimum crepidifolium, Cardamine sylvatica, Arabis hirsuta, A. brassicaeformis, Thlaspi montanum, Isatis tinctoria.*

Auf mehr oder weniger sandigem Boden in Thüringen und im Schwarzwalde erwiesen sich mycorhizenführend: *Erigeron canadense, Artemisia vulgaris, Eupatorium cannabinum, Picris hieracioides, Gnaphalium uliginosum, Teucrium scorodonia, Lamium galeobdolon, Chaerophyllum hirsutum.*

Keine Spur von Verpilzung der Wurzeln konnte dagegen bis jetzt bei folgenden, von denselben Standorten stammenden Pflanzen entdeckt werden: *Cardamine impatiens, Spergula segetalis, Malachium aquaticum, Scleranthus annuus, Chrysosplenium alternifolium, Sedum reflexum, S. album, Sempervivum tectorum, Geranium robertianum, Impatiens noli tangere, Oxalis acetosella, Galeopsis tetrahit, Digitalis purpurea, Pedicularis sylvatica, Rhinanthus*-Arten, *Asperula odorata, Galium hercynicum, Alchemilla vulgaris, Viola palustris, Epilobium montanum,* ferner bei verschiedenen *Juncus*- und *Luzula*-Arten, sämmtlichen Cyperaceen, Polypodiaceen und Equisetaceen.

1) N. Kramar, Studie über die *Mykorrhiza* von *Pirola rotundifolia* L. Bulletin international de l'Acad. des sciences de Bohème 1899.

In den Alpen kommt Mycorhizenbildung bei krautigen Gewächsen bis in die nivale Region hinauf vor und zwar gilt auch hier wieder die Regel, dass Verpilzung der Wurzeln auf nassem Substrate, mit Ausnahme der moorigen Stellen, seltener ist als auf trockenerer Unterlage. Wie sich aus der folgenden Liste von Pflanzen, deren Standörtlichkeiten ich hier als bekannt voraussetze. ergiebt, treten auch hier Mycorhizen nicht nur in Wäldern und auf Alpenmatten, also auf besonders humusreichem Boden auf, sondern sie fehlen auch nicht ganz bei Pflanzen, die in Felsspalten oder zwischen Geröll wurzeln.

Innere Verpilzung der Wurzeln wurde unter anderen beobachtet bei *Aconitum napellus*, *A. lycoctonum*, *Anemone alpina*, *Ranunculus aconitifolius*, *Viola biflora*, *V. tricolor*, *V. pinnata*, *Parnassia palustris*, *Polygala chamaebuxus*, *Trifolium alpinum*. *Comarum palustre*, *Sanguisorba officinalis*, *Alchemilla pentaphylla*, *Geum montanum*, *Meum mutellina*, bei sämmtlichen untersuchten Enzianen: *Gentiana excisa*, *G. purpurea*, *G. punctata*, *G. bavarica* (bei 3000 m), *G. campestris*, *G. tenella*, *G. nivalis*, *Primula farinosa*, *P. auricula*, *Plantago serpentina*, *Veronica saxatilis*, *Leucanthemum glaciale*, *Erigeron alpinus*, *Homogyne alpina*, *Senecio carniolicus*, *Gnaphalium leontopodium*, *G. norvegicum*, *G. supinum*, *G. dioicum*, *Cirsium acaule*, *C. heterophyllum*, *C. spinosissimum*, *Carduus defloratus*, *C. personata*, verschiedenen *Hieracium*-Arten. *Phyteuma pauciflorum* (bei 3000 m), *Campanula pusilla*, *C. Scheuchzeri*, *C. barbata*, *Polygonum viviparum*, *Agrostis alpina*, *Molinia coerulea*, *Colchicum autumnale*, *Crocus vernus*, *Veratrum Lobelianum*: *Selaginella spinulosa*, für welche letztere Pflanze Mycorhizenbildung schon durch Bruchmann[1]) festgestellt worden ist.

Vergeblich wurde nach Wurzelverpilzung gesucht bei den Wurzelparasiten aus der Familie der Rhinanthaceen und der insectivoren *Pinguicula alpina*; pilzfrei waren auch die Lycopodien (*L. Selago*, *L. alpinum*), die Cyperaceen (*Scirpus caespitosus*, *Eriophorum alpinum*, *E. Scheuchzeri*); *Luzula spadicea*, *L. lutea*, *Oxyria digyna*, *Rumex alpinus*, *R. arifolius*, die Cruciferen *Cardamine amara*, *C. resedifolia*, *Arabis alpina*, *Hutchinsia alpina*: *Ranunculus glacialis*, *Chrysosplenium alternifolium*. *Saxifraga stellaris*, *S. cuneifolia*, *S. caesia*, *S. aizoon*; verschiedene *Sempervivum*-Arten, *Sedum repens*, *S. dasyphyllum*, *Sibbaldia*

1) Untersuchungen über *Selaginella spinulosa*, 1897, Gotha.

procumbens; die Alsineen *Malachium Aquaticum, Cerastium latifolium;* die Sileneen *Silene acaulis, S. rupestris, S. inflata, Melandryum rubrum, Gypsophila repens, Dianthus caesius; Menyanthes trifoliata, Myosotis alpina, Eritrichium nanum, Linaria alpina, Androsace glacialis.*

Zwiebel- und Knollengewächse.

Ein besonderes Interesse beanspruchen in der Mycorhizenfrage die Knollen- und Zwiebelgewächse; sind ja bei vielen Orchideen die inneren Pilzbildungen als normale Bestandtheile des Rindenparenchyms der Wurzeln zuerst erkannt worden und zeigen dieselben bei dieser Gewächsgruppe eine ausgedehnte, man kann sagen, fast allgemeine Verbreitung. Da ich auf die Pflanzen dieser Familie später ausführlich zu sprechen kommen werde, so sei hier bloss bemerkt, dass unsere einheimischen Knollenorchideen, die ich fast alle untersucht habe, stets verpilzte Wurzeln zeigen und die Rhizome bildenden Arten mit wenigen wichtigen Ausnahmen sich ebenso verhalten. Ich beschränke mich hier auf die bei anderen Familien gemachten Beobachtungen.

In der Umgegend von Jena bargen folgende wilde oder verwilderte Arten in der Mehrzahl der Fälle mächtig entwickelte Pilzbildungen: *Gagea lutea, Lilium martagon, Allium oleraceum, A. scorodoprasum, Leucojum vernum, Colchicum autumnale, Arum maculatum.* Dasselbe gilt für die mit Rhizomen versehenen Arten *Anthericum ramosum, Asparagus officinalis, Paris quadrifolia, Convallaria majalis, Majanthemum bifolium.*

Desgleichen fand ich sie an Gartenexemplaren von *Muscari racemosum, Ornithogalum nutans, O. umbellatum, Scilla bifolia, Sc. sibirica, Allium suaveolens, Tulipa* (duc van Tholl), *Narcissus pseudo-narcissus, Galanthus plicatus, Lilium candidum, Iris germanica.* Vermisst wurde dagegen Mycorhizenbildung bei den hygrophilen *Iris pseudo-acorus, Calla palustris, Acorus calamus,* bei letzterem auch an Exemplaren, die auf trockenem Boden gewachsen waren.

An der ligurischen Küste war Ende April nicht eine monokotyle Knollen- oder Zwiebelpflanze aufzutreiben, deren Wurzeln nicht mehr oder weniger reichlich verpilzt gewesen wären: *Arum dracunculus, A. italicum, A. arisarum, Gladiolus segetum, Allium triquetrum, Erythronium dens canis, Scilla italica, Muscari*

comosum, *Pancratium maritimum*, *Narcissus radiiflorus*, *N. poeticus*. Von dikotylen Knollengewächsen verhielten sich ähnlich *Anemone hortensis* und *Cyclamen neapolitanum*. Gleichfalls verpilzte Wurzeln fanden sich an den Rhizomen von *Ruscus aculeatus*, *Smilax aspera*, *Anthericum liliago* und den im Mittelmeergebiet so häufig angepflanzten *Aloe vulgaris*, *Agave americana*, *Yucca gloriosa*.

Die Zahl der mycorhizenfreien Knollen- und Zwiebelgewächse scheint eine relativ geringe zu sein. Von einheimischen Pflanzen vermag ich einstweilen bloss zu nennen *Corydalis cava*, *C. solida* und *Ranunculus ficaria*, bei denen es mir nicht gelungen ist. Mycorhizen zu finden.

Halophyten.

Bei den Pflanzen des Meerstrandes scheint Wurzelverpilzung ziemlich verbreitet zu sein. An der ligurischen Küste, wo ich Gelegenheit hatte, eine Anzahl von Halophyten zu untersuchen, fand ich verpilzte Wurzeln bei dem schon erwähnten *Pancratium maritimum*, bei *Convolvulus soldanella*, *Plantago coronopus*, *Euphorbia paralias*, *Cineraria maritima*, *Echinophora spinosa*. Unverpilzte Wurzeln hatten dagegen *Polygonum maritimum*, *Cakile maritima*, *Tamarix africana* und *Ammophila arundinacea*.

Das umfangreiche hier mitgetheilte Material, welches leicht vermehrt werden könnte, soll nunmehr unter Herbeiziehung der von anderen Beobachtern mitgetheilten Angaben einer vergleichenden Betrachtung zu Grunde gelegt werden. Die zur Zeit bekannten Thatsachen lehren uns, dass mit Ausnahme der schwimmenden und submersen Wasserpflanzen, Mycorhizen bei den Gefässpflanzen der verschiedensten Standorte vorkommen. Am reichlichsten vertreten sind sie auf humusreichem Substrate; mit abnehmendem Humusgehalt treten sie, jedoch nie bis zum völligen Schwinden, zurück. Auf gedüngten Kulturböden fehlt Wurzelverpilzung zwar nicht. doch lässt sich nach Schlicht, dessen Beobachtungen ich weitere bestätigende hinzufügen könnte, feststellen, dass Pflanzen, welche auf unkultivirten Böden in der Regel verpilzte Wurzeln führen, hier den Pilz entweder gar nicht oder doch nur vereinzelt beherbergen und trotzdem gut gedeihen. Die Bedeutung dieser und ähnlicher Beobachtungen für das Verständniss der Mycorhizenbildung leuchtet ohne weiteres ein. Auf den Anschauungen seines Lehrers

Frank fussend, gelangt Schlicht zu der Annahme, dass auf humusreichem Substrat der Pilz als humusübertragendes Organ der grünen Pflanze anscheinend unentbehrliche Dienste leiste, falls ihr nicht, wie zumal auf gedüngtem Kulturboden, die aufzunehmende Nahrung in einer anderen zusagenden Form geboten werde. Wir wollen uns einstweilen bloss merken, dass die Thatsache des Zurücktretens der Verpilzung auf nährsalzreichem Boden die Hypothese gerechtfertigt erscheinen lässt, dass die Mycorhizenbildung höchst wahrscheinlich mit der erschwerten Nährsalzgewinnung in irgend einem näheren Zusammenhang steht.

Die alleinige vergleichende Betrachtung der Substratbeschaffenheit reicht jedoch zur richtigen Fragestellung nicht aus. Es müssen zu diesem Zweck noch andere Momente herbeigezogen werden; es muss versucht werden zu erklären, wie es kommt, dass auf einem und demselben Standorte mit gleich beschaffener Unterlage, z. B. auf einer Wiese, auf einem Hochmoor, in einem Walde dicht neben einander Pflanzen vorkommen, die der Mithilfe von Pilzen bedürftig erscheinen, neben solchen, die ihrer entrathen können. Hierüber kann uns die vergleichende Betrachtung nach biologischen Gesichtspunkten Aufschluss gewähren. Es wird also unsere Aufgabe sein zu untersuchen, durch welche anatomischen und physiologischen Merkmale die mycorhizenführenden Pflanzen von den mycorhizenfreien sich unterscheiden, mit welchen Organisationseigenthümlichkeiten diese merkwürdige Symbiose verknüpft ist, in Folge welcher anderen sie entbehrt werden kann. Bis jetzt haben wir nämlich hierüber noch keine befriedigende Aufklärung, der Sinn der ganzen Einrichtung ist unklar; denn wenn wir auch, die Frage der Humusverwerthung bei Seite lassend, mit Frank annehmen, dass die grüne Pflanze durch den Pilz in der Aufnahme und wohl auch in der Verarbeitung der Nährsalze unterstützt werde, so vermögen wir doch nicht einzusehen, warum auf denselben Standorten, also unter im übrigen gleichen Vegetationsbedingungen, andere Gewächse auch ohne Mitwirkung von Pilzen auszukommen vermögen.

Wie bei manchen anderen vergleichenden biologischen Betrachtungen wird es zweckmässig sein, zunächst von den extremen Fällen auszugehen, von denen zu erwarten ist, dass sie auch auf die weniger ausgeprägten Licht werfen werden.

Dem Zweck dieser Untersuchung entsprechend lassen sich die Pflanzen eintheilen in Mycorhizenpflanzen und mycorhizenfreie Pflanzen. Unter den ersteren lassen sich wieder auseinander halten obligate und facultative Mycorhizenpflanzen. Zu den obligaten Mycorhizenpflanzen wären zu rechnen erstens alle chlorophyllfreien oder doch chlorophyllarmen Gewächse, welche alle oder doch den weitaus grössten Theil der organischen Substanzen von Pilzen empfangen, ferner diejenigen grünen Pflanzen, welche an ihren natürlichen Standorten stets verpilzte Wurzeln haben. Wenn auch eine scharfe Sonderung der obligaten von den facultativen Mycorhizenpflanzen, welche letztere je nach der Beschaffenheit des Substrats bald verpilzte, bald pilzfreie Wurzeln zeigen, nicht durchzuführen sein mag, so kann doch diese kurze Bezeichnungsweise im Interesse der Kürze der Darstellung Verwendung finden.

III. Einige Merkmale zur Beurtheilung der Grösse des Wasserbedarfs der Pflanzen.

In späteren Abschnitten wird bei der vergleichenden Betrachtung der stets mycorhizenfreien Gewächse mit den obligaten Mycorhizenpflanzen ein grosses Gewicht auf die verschiedene Wasserdurchströmung zu legen sein. Da nicht daran gedacht werden konnte, von den zu behandelnden zahlreichen Pflanzen die Transspirationsgrösse durch vergleichende Versuche direct festzustellen, so war ich gezwungen, mich nach indirecten Mitteln zur Erkennung des Wasserbedarfs der Vergleichsobjecte umzusehen. Indem ich darauf verzichte, die bekannten Einrichtungen zur Hebung oder Herabsetzung der Transpiration zu recapituliren, gehe ich nur auf solche ein, die entweder gar nicht oder noch immer nicht hinreichend in ihrer Bedeutung gewürdigt worden sind.

Ausscheidung flüssigen Wassers.

Ein Merkmal, welches fast stets auf reichliche Wasserdurchströmung einer Pflanze schliessen lässt, ist in der meist leicht nachweisbaren nächtlichen Ausscheidung tropfbar flüssigen Wassers an bestimmten Stellen der Blattspreiten gegeben. Alle bisher untersuchten einheimischen Gewächse mit Wasserexcretion haben, wie

einer meiner Schüler, Herr Dürkop, bei leider unveröffentlicht gebliebenen Untersuchungen gefunden hat, ein stark entwickeltes Wurzelwerk mit reicher Wurzelhaarbildung. Die abgeschnittenen Blätter welken meist rasch und vertrocknen in relativ kurzer Zeit. Wir erinnern hier bloss an die sommergrünen Farne, die Equiseten, die meisten Gramineen, Cyperaceen, Urticaceen, Balsamineen, Solanaceen und unter den Holzgewächsen an die Arten der Gattungen *Salix*, *Populus*, *Sambucus*, *Fraxinus*. Die Pflanzen ohne Wasserausscheidung zeigen im grossen Ganzen weniger ausgiebige Transpiration. Unter den Bäumen nennen wir *Quercus*, *Fagus*, *Tilia*. Das gleiche gilt von allen unseren immergrünen Sträuchern und Bäumen, von zahlreiche Monokotylen, Knollen- und Zwiebelgewächsen, den Arten der Gattungen *Gentiana*, *Polygala*. Dass es an Ausnahmen von der hier besprochenen Regel nicht fehlt, lehrt schon das bekannte Beispiel der Papilionaceen, welche in der grossen Mehrzahl der Fälle Wasserausscheidung vermissen lassen, dafür aber in den die Transspiration in so hohem Grade fördernden Variationsbewegungen[1]) einen Ersatz finden. Trotz dieser und anderer noch zu würdigender Ausnahmen können Gegenwart oder Fehlen von Wasserausscheidung, rasch oder langsam eintretendes Welken, mit anderen Merkmalen zusammen, von Nutzen sein bei der Beurtheilung des Wasserbedarfs einer Pflanze. Zweifelhafte Fälle, in welchen Wasserausscheidung nur schwer zu beobachten ist, weil sie nur unter besonderen Bedingungen und selten auftritt, kommen hier nicht in Betracht, da nur eine reiche, in jeder feuchtwarmen Nacht sich einstellende Excretion für die Nährsalzerwerbung von Belang sein kann.

Stärkeblätter und Zuckerblätter.

Beim Process der Kohlenstoffassimilation speichern, wie bekannt, die meisten Gefässpflanzen erhebliche Stärkemengen in den Chlorophyllkörnern, während eine weit geringere Anzahl anderer, auch unter sehr günstigen Assimilationsbedingungen, dies entweder nicht oder nur in geringem Grade thun. Zu den letzteren gehören zum Beispiel nach Arthur Meyer[2]) *Gentiana lutea* und Verwandte,

1) Vergl. E. Stahl. Ueber den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeitung 1897.

2) Arthur Meyer. Ueber die Assimilationsproducte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. Bot. Zeitung 1885. p. 452.

bei welchen, wie auch bei anderen namentlich monocotylen Pflanzen, die ein ähnliches Verhalten zeigen, sich dafür relativ grosse Mengen von löslichen, theils reducirenden, theils nicht reducirenden Kohlehydraten anhäufen, während umgekehrt in stärkereichen Dikotyledonenblättern die löslichen Kohlehydrate in den assimilirenden Zellen sehr zurücktreten.

Schimper[1]), der fast gleichzeitig mit Meyer diese Frage behandelt hat, kommt auf Grund seiner an anderen Pflanzen gemachten Beobachtungen zu dem gleichen Resultat, dass nämlich die Menge der Glykose derjenigen der Stärke umgekehrt proportional ist. Er fand unter anderen die Blätter von *Hydrocharis* reicher an Stärke, aber ärmer an Glykose, als diejenigen von *Impatiens parviflora*. Diese waren aber wieder bedeutend stärkereicher als die von *Euphorbia lathyris*, welche dafür einen viel grösseren Glykosegehalt führten. Bei *Iris germanica* endlich hat Schimper nur ausnahmsweise sehr kleine Stärkekörner, dagegen viel mehr Glykose als bei *E. Lathyris* gefunden, und letzteres gilt auch von den übrigen von ihm untersuchten Phanerogamen, welche in der Natur keine Stärke bei der Assimilation erzeugen, nämlich vielen Liliaceen und Ophrydeen.

Um für unsere vergleichenden Betrachtungen kurze Ausdrücke zu gewinnen, nennen wir die beim Assimilationsprocess rasch und reichlich Stärke speichernden Blätter kurzweg „Stärkeblätter", diejenigen, welche es in der freien Natur niemals oder doch nur unter den günstigsten Assimilationsbedingungen thun, wobei die Producte der Assimilation sich in löslicher Form anhäufen, „Zuckerblätter". Die ersteren Pflanzen wollen wir als amylophylle, die letzteren als saccharophylle bezeichnen.

Indem wir in Bezug auf die rein physiologische Frage des unterschiedlichen Verhaltens von Zucker- und Stärkeblättern auf die citirten Abhandlungen von Meyer und Schimper verweisen, stellen wir uns bloss die Frage nach dem Sinn der beiderlei Einrichtungen.

Einen Vortheil, den die Bildung von Stärke aus löslichen Kohlehydraten in assimilirenden Zellen bietet, hat schon Meyer (l. c. p. 501) in klarer Weise hervorgehoben. Eine energisch assimilirende Zelle wird „um so besser ihre Function erfüllen können,

1) A. F. W. Schimper. Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Zeitung 1885, p. 779.

je mehr sie befähigt ist, entstehende Kohlehydrate entweder auszustossen oder sie als unlösliche Stärke zu speichern.“ Der Vortheil der Stärkebildung liegt nun, nach unserem Dafürhalten, nicht nur in der vermiedenen Störung des Assimilationsprocesses oder anderer chemischer Vorgänge, sondern noch nach einer anderen Seite, nämlich in der Förderung der mit der Assimilation so innig verknüpften Transpiration, denn mit der Abnahme der Concentration des Zellsaftes ist eine leichtere Wasserdampfabgabe verbunden, während umgekehrt eine Zunahme gelöster Substanzen, z. B. von Glykose, weniger von Rohrzucker, eine Erschwerung der letzteren zur Folge haben muss.

Schon die von Schimper und Meyer behandelten Pflanzen liefern eine Bestätigung dieses Satzes. In der von Schimper angeführten Stufenleiter: *Hydrocharis, Impatiens, Euphorbia lathyris, Iris germanica* nebst vielen Liliaceen und Ophrydeen, steht in erster Linie eine Wasserpflanze mit stark transpirirenden Schwimmblättern *(Hydrocharis)*; dann kommt die an schattige, feuchte Standorte gebundene und trotzdem so häufig mit erschlafften Blättern anzutreffende *Impatiens parviflora. Euphorbia lathyris*, noch mehr aber *Iris germanica*, die meisten Liliaceen und Ophrydeen verrathen theils durch ihr Vorkommen, theils durch ihre ganze Organisation das geringere Wasserbedürfniss.

Zu ähnlichen Ergebnissen führt die Betrachtung der von Meyer untersuchten Pflanzen. Bei den Dikotylen fand er in der Mehrzahl der Fälle reichliche Stärkeansammlung. Sehr viel Stärke speichern z. B. unsere Solanaceen und Papilionaceen, deren beträchtliche Transpirationsgrösse bekannt ist. Ebenfalls stärkereich sind nach Meyer unter anderen die Blätter der Papaveraceen, Fumariaceen, Oxalidaceen, Scrophulariaceen, Labiaten, Rubiaceen, Amaranthaceen, deren grosser Wasserbedarf sich schon an der krautigen Beschaffenheit der Blätter erkennen lässt. Diese Annahme findet Unterstützung in der bei diesen Gewächsen in feuchtwarmen Nächten reichlich sich einstellenden Wasserausscheidung. Von einheimischen Dikotylen, die nur unter besonderen Verhältnissen und dann auch nur sehr wenig Stärke aufspeichern, erwähnt Meyer hauptsächlich einige Gentianaceen, deren Verhalten später eingehendere Würdigung finden soll.

Im Gegensatz zu den Dikotyledonen, in deren Blättern in der Regel mehr oder weniger erhebliche Stärkemengen angetroffen werden, stehen viele Monokotyledonen. Von den Liliaceen speichern nur wenig Arten mässig viel Stärke; die grössere Anzahl bildet deren nur wenig, und bei vielen findet man niemals Stärke in den Blättern: Arten der Gattungen *Allium*, *Scilla*, *Muscari*, *Anthericum*, *Hemerocallis* und *Yucca*. Das gleiche gilt für die Amaryllideen-Gattungen *Narcissus*, *Leucojum;* höchst selten findet sich Stärke bei verschiedenen *Iris*-Arten und bei den Araceen *Arum italicum*, *A. Dracunculus*. Während die Juncaceen und Cyperaceen von Meyer unter den reichlich Stärke speichernden Pflanzen angeführt werden, zeigen die Gramineen ein schwankendes Verhalten und erzeugen im allgemeinen weniger Stärke in den Blättern. Als besonders bemerkenswerth hebt Meyer hervor, dass die den Monokotylen ähnlichen *Eryngium*-Arten keine oder nur äusserst wenig Stärke in den Blättern führen, während andererseits die netzaderigen Dioscoraeaceen *(Dioscoraea villosa*, *Tamus communis)* durch Stärkereichthum der Blätter hervortreten.

Es wäre sicher eine dankenswerthe Aufgabe, die von Meyer und Schimper bloss nach der physiologischen Seite durchgeführten Untersuchungen im Interesse der vergleichenden Biologie aufzunehmen und weiter auszubauen. Von besonderem Interesse wäre es, der Frage nachzugehen, ob die mehr oder minder ausgeprägte Neigung zur transitorischen Stärkespeicherung in den Chlorophyllkörnern bei näher verwandten Pflanzen, etwa einer Gattung, oder auch einer umfassenden Gruppe, als eine constante vererbte Eigenthümlichkeit zu betrachten ist, oder ob sie als ein unmittelbarer Ausdruck der Anpassung angesehen werden kann. Dass die Anpassung in der That eine maassgebende Rolle hierbei spielt und dass bei Monokotylen, wie bei Dikotylen die transitorische Stärkespeicherung besonders bei stark transpirirenden Pflanzen zu finden ist, ergab sich mir aus der Untersuchung der hygrophilen Pflanzen, die am Rande von Wasserflächen im hiesigen botanischen Garten wachsen. Von 31 aufs Gerathewohl herausgegriffenen Arten, deren Blätter in den Nachmittagsstunden eines klaren sonnigen Julitages der Jodprobe unterworfen wurden, erwiesen sich nicht weniger als 29 sehr stärkereich. Es waren Pflanzen aus den verschiedensten Familien: *Equisetum limosum*, *Pilularia globulifera*, *Marsilia quadrifolia*, *Heleocharis palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Cladium mariscus*,

Carex Grayana, Glyceria spectabilis, Alopecurus geniculatus, Typha latifolia, Calla palustris, Alisma plantago, Sonchus palustris, Eupatorium cannabinum, Inula helenium, Petasites officinalis, Myosotis palustris, Veronica beccabunga, Gratiola officinalis, Litorella lacustris, Erythraea centaurium, Menyanthes trifoliata, Cicuta virosa, Oenanthe fistulosa, Hydrocotyle vulgaris, Lythrum salicaria, Comarum palustre, Myricaria germanica, Rumex aquaticus. Ganz stärkefrei erwies sich allein *Acorus calamus,* während *Iris pseudo-acorus* solche bloss in den Schliesszellen der Spaltöffnungen führte.

Mit Ausnahme dieser zwei Arten, von denen die eine zu der vorwiegend xerophilen Gattung *Iris* gehört, haben sich also bei allen diesen in nassem Boden wurzelnden Gewächsen Stärkeblätter gefunden. Ob bei jenen beiden Pflanzen der Concentration des Zellsaftes durch Umwandlung des Zuckers in Oel entgegengearbeitet wird, vermag ich vor der Hand nicht zu sagen. Ich habe auf die Behandlung dieser Frage, wie auch auf die Vornahme plasmolytischer Untersuchungen mit den Zellen des Assimilationsparenchyms bei Zucker- und Stärkeblättern verzichten müssen, um meine ohnedies schon sehr complexe Aufgabe nicht noch umfassender zu gestalten.

Wenn auch auf trockenem Substrate die amylophyllen Pflanzen die saccharophyllen an Zahl bei weitem übertreffen, so ist doch der Procentsatz der letzteren ein grösserer als auf nassen Standorten. Dies gilt wenigstens für die trockenen Muschelkalkberge der Umgegend Jenas. Als ich nach einem sonnigen Tag in den Nachmittagsstunden gesammelte Blätter der Jodprobe unterwarf, fehlte Stärke im Assimilationsparenchym einer nicht unbeträchtlichen Zahl von Arten: *Polygala vulgaris, Gentiana cruciata, G. germanica,* verschiedene Orchideen, *Allium scorodoprasum, Anthericum ramosum, Carlina vulgaris* und *Caucalis daucoides. Euphorbia cyparissias, Bupleurum falcatum, Thesium montanum* führten davon nur wenig, und ein grösserer Stärkegehalt war hauptsächlich bei Bäumen und Sträuchern und tiefwurzelnden krautigen Gewächsen, wie *Convolvulus arvensis, Centaurea scabiosa, Stachys recta* und anderen Labiaten zu beobachten.

Obwohl diese Untersuchungen noch zu wenig umfassend sind, um weitgehende Schlüsse zu gestatten, so lassen sie doch erkennen, dass Zuckerblätter besonders bei trägwüchsigen Pflanzen mit relativ geringer Stoffbildung vorkommen (*Gentiana, Polygala,* Ophrydeen, Liliaceen, Amaryllideen), während Stärkeblätter -eu-

raschwüchsige Gewächse charakteristisch sind. Dieser Gegensatz, welcher mit der die Nährsalzaufnahme befördernden Transpiration innig verknüpft sein dürfte, kommt auch bei den Kulturpflanzen zum Ausdruck.

Unsere einheimischen Kulturgewächse, bei deren Anbau es in erster Linie auf rasche und massenhafte Production organischer Substanz ankommt, gehören, so weit mir bekannt, alle zu den Pflanzen, welche Stärke in den Chloroplasten speichern. Viele häufen schon nach wenigstündiger Besonnung beträchtliche Mengen von Stärke im Assimilationsparenchym an: Papilionaceen und Cruciferen, *Polygonum fagopyrum*, *Beta vulgaris*, *Spinacia oleracea*, *Solanum tuberosum*, *Nicotiana tabacum*, *Cannabis sativa*, *Daucus carota* und andere Umbelliferen, die Cucurbitaceen. Für die Gramineen, die Meyer (l. c. p. 453) unter den Pflanzen anführt, welche weniger Stärke in den Blättern speichern, mag die über Nacht reichlich vor sich gehende Wasserdurchströmung, für die wir einen Maassstab in den ausgeschiedenen Wassertropfen besitzen, für die Nährsalzgewinnung von Wichtigkeit sein als Unterstützung der durch Anhäufung löslicher Kohlehydrate geschwächten Transpiration. Immerhin geben aber auch die Gramineen eine Bestätigung des oben aufgestellten Satzes, denn von den bei uns kultivirten Getreidearten ist der Mais, welcher an Schnelligkeit des Wachsthums alle anderen Arten bei Weitem übertrifft, zugleich durch intensivste Stärkespeicherung in den Chloroplasten ausgezeichnet.

Von Kulturpflanzen mit eigentlichen „Zuckerblättern“ sind die tropischen Bananen, die Arten der Gattung *Allium* und *Asparagus officinalis* zu nennen. Bei den beiden letzteren kommt es aber weniger auf die Menge der gebildeten organischen Substanz und auf den Nährwerth als vielmehr auf deren Geschmack an. In Bezug auf die ertragreichen Bananen, deren Früchte in den Tropen zu den gewöhnlichen Nahrungsmitteln gehören, wäre noch festzustellen, ob sie nicht, bei Berechnung auf gleich grosse Blattflächen, von anderen stärkeblätterigen Gewächsen in Betreff der Assimilationsgrösse um ein Beträchtliches übertroffen werden.

Die hier vertretene Annahme eines Zusammenhangs zwischen rasch sich einstellender Stärkeausscheidung in den Chlorophyllkörnern und beträchtlicher Transpiration der Assimilationsorgane findet weitere Bestätigung in den bei den Moosen zu beobachtenden Thatsachen.

Fassen wir zunächst die Laubmoose ins Auge, so treten uns zwei Extreme entgegen. Sehr rasch tritt in den Chloroplasten bei Besonnung Stärke auf bei *Physcomitrium pyriforme*, *Funaria hygrometrica*, *Phascum cuspidatum*, *Sporledera palustris*, Arten der Gattungen *Fissidens*, *Splachnum*, *Mnium* und *Polytrichum*. Alle diese Moose haben relativ grosse, viele von ihnen im feuchten Zustand ausgebreitete, dem Licht frei ausgesetzte Blätter. Die Chlorophyllkörner zeichnen sich wie diejenigen stark transpirirender Gefässpflanzen durch rasch eintretende, im Dienste der Transpirationsregulirung stehende Verschiebbarkeit aus. An dem Stämmchen entspringen zahlreiche, weit im Substrat sich ausbreitende Rhizoiden, welche die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen aus dem Substrat ermöglichen. Bei den in Rede stehenden Moosen ist der Bezug von Nährsalzen durch die gesammte Oberfläche zwar nicht ausgeschlossen, doch tritt er jedenfalls gegenüber dem vorher erwähnten sehr in den Hintergrund. Zwei Forscher[1]), die sich eingehend mit der Wasserleitung bei den Laubmoosen beschäftigt haben, sind, so sehr sie auch in ihren Ansichten über andere Punkte von einander abweichen, doch übereinstimmend der Auffassung, dass den Moosen, deren Stämmchen von einem Centralstrang durchzogen wird, eine in diesem vor sich gehende innere Wasserleitung zukommt. Die Thatsache, dass derartigen Moosen, gleich wie den stark transpirirenden Gefässpflanzen, Stärkeblätter eigen sind, bestätigt die auf andere Weise gewonnene Anschauung der genannten Forscher. Es finden sich also demnach schon bei Laubmoosen nicht nur innere Wasserleitungsbahnen, sondern in den Blättern auch gewisse Einrichtungen, welche die Wasserdurchströmung der Pflanze reguliren und also gegebenen Falls begünstigen. Es sei hier darauf hingewiesen, dass ein solcher Transpirationsstrom sich, worauf schon Haberlandt aufmerksam gemacht hat, nicht auf die beblätterte Moospflanze beschränkt, sondern auch in den Sporogonen zur Geltung kommt. Den zahlreichsten, normal functionirenden Spaltöffnungen, dem mächtigsten Assimilationsgewebe mit grossen Intercellularräumen begegnet man bei denjenigen Laubmoosen, die auf nährsalzreichem Boden zu

1) G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XVII, 1889. Fr. Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze u. s. w. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV, 1884.

finden sind: *Funaria*, *Physcomitrium*, *Splachnum* u. s. w., und in Stamm und Kapselstiel einen wohl ausgebildeten Centralstrang führen.

Im Gegensatz zu den erwähnten Arten stehen unter anderen die Laubmoose, welche locker dem oft austrocknenden Boden aufliegen. Hier tritt[1]) die äussere Leitung in den Vordergrund. Es bewegt sich das Wasser vorwiegend in den Capillarräumen, welche an der Peripherie des Stammes gebildet werden durch die Blätter, die Paraphyllien oder durch besondere Zellen in den Blättern und der Rinde des Stammes. Diese Moose entziehen, wie Oltmanns gezeigt hat, dem Boden kein Wasser. Sie erhalten dasselbe, mit Ausnahme der *Sphagna* und der an ähnlichen Standorten vorkommenden Arten anderer Gattungen, direct durch Niederschläge. Bei diesen Moosen mit „äusserer Leitung", bei welchen der Centralstrang entweder vollständig (vergl. Haberlandt, l. c., p. 387) fehlt oder doch nur in sehr reducirter Ausbildung vorhanden ist, sind ansehnlichere, unter dem Einfluss wechselnder Beleuchtungsbedingungen vor sich gehende Umlagerungen der Chloroplasten kaum nachzuweisen, und Stärke fehlt, so weit ich bis jetzt gefunden habe, in diesen vollständig. Auch bei anderen Laubmoosen ohne Centralstrang tritt Stärke nur in ganz winzigen Körnchen, nach lange andauernder Assimilation auf: *Hypnum purum*, *H. triquetrum*, *H. splendens*, *H. crista castrensis*[2]).

Ein ähnlicher Gegensatz ist innerhalb der Gruppe der Lebermoose zu beobachten. Die mit mächtigem Rhizoidenfilz versehenen Arten der Gattungen *Anthoceros*, *Pellia*, *Fossombronia*, *Riccia*, *Marchantia* speichern in den Chloroplasten reichlich Stärke, nach welcher man bei Arten, wie *Plagiochila asplenioides*, *Lophocolea bidentata*, *Radula complanata*, *Trichocolea tomentella* u. s. w., deren Wasserversorgung eine weit spärlichere ist, vergeblich sucht.

Innerhalb der Algenklasse der Chlorophyceen, von welchen die einen beim Assimilationsprocess Stärke bilden, während dieser Process bei anderen unterbleibt und also dafür höchst wahrscheinlich, wie bei den höheren Pflanzen, eine Anhäufung löslicher Kohlehydrate vor sich geht, scheint dieser Gegensatz auch wieder in Zusammenhang mit der mehr oder weniger steten Wasser-

1) Vergl. Oltmanns, l. c., p. 18 u. ff.

2) Die hier bloss angedeuteten Verhältnisse werden in einer später erscheinenden Arbeit meines Assistenten Herrn Richard Rostock eingehendere Erörterung finden.

versorgung zu stehen. Indem ich diesen Punkt der Aufmerksamkeit der Algenkenner empfehle, welche über ein umfangreiches Vergleichsmaterial verfügen, beschränke ich mich hier auf die Anführung einiger weniger Beispiele.

Die stets submers vegetirenden Chlorophyceen, welche während der Vegetationszeit kaum der Gefahr des Vertrocknens ausgesetzt sind, speichern schon nach relativ kurzer Assimilationsdauer Stärke: Conjugaten, Confervaceen, Oedogoniaceen, *Hydrodictyon* u.s.w.

Auf feuchter Erde, auf Schlamm finden sich nebeneinander „Zuckeralgen“ und „Stärkealgen“. Während bei *Botrydium*, *Vaucheria*[1]), auch unter den günstigsten Assimilationsbedingungen, es in der Natur niemals zur Stärkebildung zu kommen scheint, wird solche nach Klebs[2]) bei dem in Gesellschaft von *Botrydium granulatum* wachsenden *Protosiphon botryoides* gefunden. Es wäre von Interesse, mit diesen beiden Arten, die eine Zeit lang für verschiedene Entwickelungszustände einer und derselben Species gehalten worden sind, plasmolytische Untersuchungen vorzunehmen. Aus den schönen neueren Beobachtungen von Klebs (l. c.) und den älteren von Rostafinski und Woronin[3]) scheint hervorzugehen, dass die „Stärkealge“ *Protosiphon* durch rasche Bildung von Trockenheit aushaltenden Sporen gegen Wassermangel sich schützt, während das langsamer in den unterirdischen Schläuchen Dauerzellen bildende *Botrydium* vorerst durch Zunahme der Zellsaftconcentration vor dem Untergang durch Austrocknen bewahrt wird.

Bei den eigentlichen „Luftalgen“, welche auf Steinen, Baumrinden und anderen Substraten wachsen, wo sie häufig wiederkehrendem und oft anhaltendem Wassermangel ausgesetzt sind, scheint es entweder nie oder nur selten zur Stärkeausscheidung in den Chloroplasten zu kommen. So fehlt bei den Chroolepideen Stärkebildung vollständig. Frank[4]) suchte vergebens danach bei *Trentepohlia umbrina*, desgleichen Karsten[5]) bei den tropischen

1) Nach Bokorny, Biologisches Centralblatt, 1897, p. 10, bildet *Vaucheria* unter künstlichen Bedingungen in 20proc. Rohrzuckerlösung geringe Mengen von Stärke.

2) Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

3) Ueber *Botrydium granulatum*. Botan. Ztg. 1877.

4) Frank, Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. II, H. 2, 1876.

5) G. Karsten, Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Annales du jardin botan. de Buitenzorg, Bd. X, 1891.

Epiphyllen aus derselben Familie. Den auf Baumrinden so verbreiteten *Pleurococcus vulgaris* fand ich stets stärkefrei, und in den Gonidien verschiedener Flechten: *Usnea barbata*, *Alectoria jubata*, *Evernia vulpina*, *Parmelia stellaris*, *P. caperata*, *Physcia parietina*, *Endocarpon miniatum*, *Amphiloma miniatum*, *Haematomma ventosum*, *Rhizocarpon geographicum*, sah ich auch nach sechsstündiger Assimilationsdauer, während welcher die Flechten Kohlensäure im Ueberschuss (wenige Procent) zugeführt bekamen, niemals Stärkekörner auftreten.

Wir kehren nach dieser Abschweifung zu unserem Thema zurück und heben nochmals recapitulirend hervor, dass in der Gegenwart oder dem Fehlen von Stärke in den Zellen des Assimilationsparenchyms ein Anhaltspunkt gegeben ist zur Beurtheilung der mehr oder weniger lebhaften Transpirationsgrösse dieser Zellen. Bemerkenswerthe Ausnahmen hiervon sollen weiter unten, bei der Besprechung der Einzelfälle, Erwähnung finden.

IV. Vergleichende Betrachtung mycotropher und nichtmycotropher Pflanzen.

Bryophyten.

Nachdem schon Janse (l. c., p. 57) eine bei javanischen Jungermanniaceen verbreitete Mycorhizenform eingehender beschrieben hatte, erhielten unsere Kenntnisse eine wesentliche Bereichung durch eine vor Kurzem erschienene Arbeit von Němec[1]), in welcher die Resultate von experimentellen und anatomischen Untersuchungen über die *Mycorhiza* von *Calypogeia trichomanes* mitgetheilt werden. Die in die Rhizoiden des Lebermooses eingedrungenen Pilzfäden, die an deren angeschwollenem Ende ein wirres Geflecht bilden, erzeugen dagegen an der Basis der Rhizoiden ein pseudoparenchymatisches Gewebe, welches finger- oder zäpfchenförmige Fortsätze von begrenztem Längenwachsthum in die benachbarten Zellen des *Calypogeia*-Stämmchens aussendet. „Man

1) Bohumil Němec, Die *Mycorhiza* einiger Lebermoose. Berichte d. deutsch. botan. Ges., 1899, Heft 8, p. 311.

könnte“, sagt Němec, „die zäpfchenförmigen Fortsätze vielleicht als Haustorien deuten, welche der Pilz in die Zellen der Wirthspflanze einsendet, um Nährstoffe aus ihnen saugen zu können. Es ist jedoch andererseits ebenso möglich, dass die Wirthspflanze die Pilzhyphen zu derartigen Gebilden reizt, um an einer grossen Oberfläche und bei inniger Berührung möglichst leicht Stoffe entnehmen zu können.“ Es dürfte kaum einem Zweifel unterliegen, dass hier ein Fall von wirklicher Symbiose vorliegt. Bei seinen Experimenten, deren Fortsetzung in Aussicht gestellt ist, fand denn auch Němec, dass die ohne *Mycorhiza* wachsenden Pflanzen durchschnittlich einen kleineren Zuwachs zeigten als diejenigen, welche von Hyphen befallen waren. Es ist zu erwarten, dass in den so leicht, auch in verschlossenen Glasdosen, kultivirbaren Jungermanniaceen äusserst günstige Objecte gegeben sind für die Entscheidung der Frage nach dem Nutzen der Pilzsymbiose für den chlorophyllführenden Symbionten. Für unsere Fragestellung ist von Wichtigkeit, was der Verfasser von der Verbreitung der Verpilzung innerhalb der Klasse der Bryophyten in der Kürze mittheilt. Laubmoose, die in Gesellschaft von Jungermanniaceen wuchsen, welche in ihren Rhizoiden zahlreiche Pilzhyphen besassen, erwiesen sich absolut mycorhizenfrei. Auch bei den Marchantiaceen ist es ihm bisher nicht gelungen, einen als *Mycorhiza* sicher zu bezeichnenden Symbiosefall aufzufinden; dagegen erwiesen sich alle bisher untersuchten Jungermanniaceen mycorhizenführend mit alleiniger Ausnahme von *J. bidentata*. „Ob jedoch diese Species immer so auftritt, ist sehr fraglich, da ja bekanntlich manche Pflanzen je nach ihrem Standorte entweder mit einem Pilze symbiotisch leben oder ganz *Mycorhiza*-frei auftreten können. So ist es mir gelungen, eine *Lepidozia reptans* aufzufinden, die am lehmigen Boden gewachsen war und keine Spur von *Mycorhiza*-Fäden in den Rhizoiden zeigte, obzwar diese Art an schattigen, mehr humosen Standorten eine für die Jungermanniaceen typische *Mycorhiza* aufweist.“ Gleich wie bei Gefässpflanzen begünstigt also bei diesen Moosen ein humusreiches Substrat das Zustandekommen der Mycorhizensymbiose.

Beim Vergleich der Angaben von Němec über die Verbreitung der Mycorhizen bei den Bryophyten — Vorhandensein derselben bei foliösen Jungermanniaceen, ihr Fehlen bei den mit diesen vergesellschafteten Laubmoosen und bei den Marchantiaceen — mit unseren eigenen Beobachtungen über Vorkommen

oder Abwesenheit von Stärke in den assimilirenden Zellen dieser Gewächse, ergiebt sich die überraschende Thatsache, dass die Pilzsymbiose bei den zuckerblätterigen Jungermanniaceen sehr verbreitet zu sein scheint, im Gegensatz zu den „stärkeblätterigen“ Marchantiaceen, bei welchen sie Němec, wie auch bei Laubmoosen, bisher nicht hat nachweisen können. So viel bis jetzt bekannt, sind es also „zuckerblätterige“ Jungermanniaceen mit geringerer Wasserdurchströmung, welche in die Pilzsymbiose eingehen, während die stärker verdunstenden Marchantiaceen mit ihrer hoch entwickelten Wasserökonomie[1]) derselben ermangeln. Es wird eine dankenswerthe Aufgabe sein, die hier aufgeworfene Frage weiter zu verfolgen und zu prüfen, in wie weit zwischen der Grösse der Wasserdurchströmung und der Gegenwart oder dem Fehlen der Mycorhizen innerhalb der Bryophytengruppe Parallelismus besteht.

Gefässkryptogamen.

Bei den Vertretern dieser Abtheilung des Pflanzenreichs tritt Wurzelverpilzung in ganz bemerkenswerther Weise zurück; aber gerade der Umstand, dass sie nur bei wenigen Gattungen gefunden wird, ist für unsere Fragestellung von hervorragender Wichtigkeit, da der Vergleich der wenigen Mycorhizen führenden Formen mit den anderen pilzfreien einen besonders klaren Einblick in den Sinn der Mycorhizenbildung zu geben verspricht. Erleichtert wird der Vergleich ganz wesentlich durch unsere genaue Kenntniss der Vegetationsorgane dieser Pflanzen, welche in morphologischer und anatomischer Beziehung zu den am genausten bekannten gehören.

Filicinen.

Bei den einheimischen Farnen aus der Ordnung der Polypodiaceen sind bis jetzt nirgends Mycorhizen aufgefunden worden. Frank vermisste sie bei *Aspidium Thelypteris*; ich selbst suchte vergebens darnach bei *Aspidium filix mas*, *Asp. lobatum*, *Asplenium filix femina*, *Aspl. viride*, *Pteris aquilina*, *Polypodium vulgare*; Janse konnte sie bei dem epiphyten *Asplenium nidus* nicht entdecken. Die einzige bei uns einheimische *Osmundacee*, *Osmunda regalis*, entbehrt die Mycorhizen ebenfalls.

1) Z. Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora 1897.

Verpilzung der Wurzeln ist dagegen beobachtet worden von Janse bei einer *Cyathea* und bei *Ophioderma pendulum* und von verschiedenen Forschern bei unseren Ophioglosseen. Grevillius[1]) hat für zwölf Arten der Gattung *Botrychium* das regelmässige Vorhandensein von Mycorhizen festgestellt, nachdem schon früher Russow die gewohnte Verpilzung der Wurzeln bei *Ophioglossum* nachgewiesen hatte.

Vergleichen wir unsere einheimischen Ophioglosseen mit den anderen oben genannten Farnen, speciell den Polypodiaceen, so gelangen wir zu dem Ergebniss, dass Mycorhizenbildung und sparsamer Wasserhaushalt Hand in Hand miteinander gehen. Hierfür spricht bei den Ophioglosseen die relativ geringe Entwickelung des Wurzelsystems. Bei *Ophioglossum vulgatum* sind die verhältnissmässig dicken Wurzeln unverzweigt, bei *Botrychium lunaria* ist allerdings Verzweigung vorhanden, doch bei Weitem nicht so reichlich als bei den Polypodiaceen. Von Bedeutung ist ferner der schon von Grevillius mit der Mycorhizenbildung in Zusammenhang gebrachte völlige Mangel von Wurzelhaaren bei beiden Pflanzen. Die Oberflächenentwickelung des ganzen Wurzelsystems ist also eine sehr geringe. Für die wenig ergiebige Wasserdurchströmung bei diesen Pflanzen sprechen im Vergleich zu den anderen Farnen die schwache Entwickelung der Wasserleitungsröhren in Wurzel, Stamm und Blatt, ferner der Mangel von Wasserausscheidung, die ich auch, unter günstigsten Verhältnissen, an mit Glasglocken bedeckten Pflanzen niemals auftreten sah. Es liessen sich sicher noch andere Merkmale aufzählen, die mit der geringen Wasserbilanz dieser Gewächse zusammenhängen; doch genügt schon das Mitgetheilte zur Deutlichmachung der Kluft, welche die Ophioglosseen von unseren anderen Farnen trennt und sicher nicht zum geringsten Theil mit der Pilzsymbiose in ursächlichem Zusammenhang steht.

Bei den Polypodiaceen und *Osmunda regalis* tritt uns, im Gegensatz zu den Ophioglosseen, ein üppig verzweigtes System von Wurzeln entgegen, welche mit zahlreichen Wurzelhaaren filzig umkleidet sind; die Gefässentwickelung in Wurzel, Stamm und Blatt ist stärker, und die auf der Blattspreite vorhandenen Hydathoden, über welchen sich in feuchtwarmen Nächten grosse Wasser-

---

1) A. Y. Grevillius, Ueber Mycorhizen bei der Gattung *Botrychium* u. s. w. Flora 1895.

tropfen ansammeln, sind beredte Zeugen für die starke Wasserdurchströmung dieser Gewächse.

Gleich wie unsere Landfarne verhalten sich die *Hydropterides*, *Marsilia quadrifolia* und *Pilularia globulifera*, welche beide reichlich Wasser ausscheiden und mycorhizenfrei sind.

Die Gegenwart von Mycorhizen bei Gewächsen aus der Ordnung der Marattiaceen ist durch Russow und Kühn[1]) festgestellt worden. Die Pilzbildungen stimmen nach letzterem Forscher im Wesentlichen mit denen der Orchideen überein. Im Vergleich zu den Ophioglosseen haben die Marattiaceen, der mächtigen Ausbildung ihrer Blätter entsprechend, ein weit stärker entwickeltes Wurzelsystem. Die Wurzeln sind mehr oder minder reichlich verzweigt und mit Wurzelhaaren versehen, welche aber keinen so dichten Filz bilden wie etwa bei den Polypodiaceen. Wasserausscheidung habe ich weder bei *Angiopteris evecta*, noch bei *Marattia fraxinifolia* und *M. alata* beobachten können, und die mikroskopische Untersuchung der drei genannten Arten ergab keinerlei Anhaltspunkte dafür, dass diese Gewächse irgend welche Wasserausscheidungsorgane an den Blättern besitzen. Es fehlen sowohl die von Potonié[2]) beschriebenen Grübchen, welche sich bei vielen Farnen an den Endigungen jedes Nerven finden, als auch am Blattende sitzende Wasserspalten. Die Marattiaceen nehmen also in gedachter Beziehung gewissermaassen eine vermittelnde Stellung ein zwischen den Ophioglosseen und den gewöhnlichen mycorhizenfreien Farnen. Wurzelverpilzung scheint denn auch bei ihnen weniger allgemein zu sein als bei den Ophioglosseen. Kühn suchte vergebens danach bei *M. fraxinea*, wo ich sie, wie auch bei *M. alata*, an Kulturexemplaren ebenfalls vermisste, während sie bei *Angiopteris evecta* regelmässig vorhanden zu sein scheinen.

Equisetinen.

Die Wurzeln von Equiseten, von denen ich verschiedene Arten untersucht habe, fand ich, wie es auch Janse für eine tropische Art angiebt, selbst auf humusreichem, schattigen Waldboden stets mycorhizenfrei. Auf Grund der geringen Ausbildung

1) Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefässkryptogamen. Flora 1889.

2) Ueber die den Wasserspalten physiologisch entsprechenden Organe bei fossilen und recenten Farnen. Sitzungsber. der Ges. naturforschender Freunde. Berlin 1892.

der Blätter dieser Pflanze hat man zur Annahme geneigt, den Schachtelhalmen eine geringe Wasserdurchströmung zuzuschreiben, da die Transpiration der Blätter kaum in Betracht komme und daher nur von den Stengeln ausgehen könne, die als annähernd cylindrische Gebilde von geringer Oberflächentwicklung hierfür wenig geeignet seien. Es lehrt aber schon das rasch eintretende Welken und Vertrocknen abgeschnittener Schachtelhalmsprosse und die nach kurzer Zeit eintretende Röthung von blauem Kobaltpapier, dass dem nicht so ist. Selbst wenn die Sprosse unter Wasser abgeschnitten werden und weiter mit der Schnittfläche mit Wasser in Berührung bleiben, beginnen sie nach wenigen Stunden zu welken und allmählich zu vertrocknen. Es genügt also bei diesen Gewächsen das aufgesogene Wasser nicht, um selbst im Zimmer, bei diffuser Beleuchtung, das durch Transpiration verloren gehende Wasser zu ersetzen. Es theilen die Equiseten diese Eigenschaft mit vielen Sumpfpflanzen und Gewächsen feuchter Standorte, von denen nicht wenige ebenfalls cylindrische Assimilationsorgane haben; bei ausbleibendem Wurzeldruck vermögen sie den Transpirationsverlust nicht zu decken.

Zu dem durch Verdunstung verloren gehenden Wasser kommt bei den Equiseten noch die von den Blattzähnen ausgehende Wasserausscheidung hinzu, die bei durchnässtem Boden so gross ist, dass die Pflanzen zu den geeignetsten Objecten zur Demonstration der Wasserauspressung gehören. Die Organe für die Wasseraufnahme sind bei den Schachtelhalmen ebenso reich vorhanden als bei den Farnen; die langen braunen Wurzelhaare bilden einen dichten Filz, der bei manchen Arten nicht nur die Wurzeln selbst, sondern auch die Rhizominternodien, ja sogar die unter der Erde geborgenen Blattscheiden überzieht. Das ganze Verhalten der Schachtelhalme spricht also für eine auch während der Nacht nicht stillstehende kräftige Wasserdurchströmung[1]).

1) Es ist zu erwarten, dass der Wurzeldruck bei den Equiseten und anderen Sumpfgewächsen, welche im abgeschnittenen Zustande, mit der Schnittfläche in Wasser tauchend, durch Saugung den Transpirationsverlust nicht zu decken vermögen, eine ganz beträchtliche, diejenige anderer Gewächse übertreffende Höhe erreicht. Vielleicht findet auch hierin der eigenthümliche, von Rothert (Ueber den Bau der Membranen der pflanzlichen Gefässe: Extrait du bulletin de l'Acad. des sciences de Cracovie, 1899, p. 60) constatirte Bau der Verdickungsleisten der Ringgefässe dieser Pflanzen seine Erklärung.

Lycopodinen.

Während die Prothallien der Lycopodien in ihrer Ernährung in mehr oder weniger hohem Grade von entophyten Pilzen abhängig sind, konnte in den Vegetationsorganen der Sporophyten, wenn von dem eigenthümlichen Fall von *Lycopodium inundatum* abgesehen wird[1]), nichts beobachtet werden, was auf Unselbstständigkeit in der Ernährung hinwiese. Die Wurzeln unserer einheimischen Lycopodien bergen nach Bruchmann[2]) keine Pilze, und Janse (l. c. p. 61) hat auch bei drei javanischen Arten nichts davon entdecken können.

Die Lycopodien gehören zu den relativ seltenen mycorhizenfreien Pflanzen, welchen besondere Organe für die Excretion flüssigen Wassers abgehen. Ueber die relative Transpirationsgrösse unserer Lycopodien vermag ich, in Ermangelung von Versuchen, keine näheren Angaben zu machen. Nach dem äusseren Ansehen zu schliessen, wird man geneigt sein, sie gering zu schätzen; doch spricht die Beschaffenheit des Wurzelsystems für eine kräftigere Wasseraufnahme, da die Wurzeln sich im Boden reichlich gabelig verästeln und mit zahlreichen, sehr langen Haaren bedeckt sind. Da die Gefässentwicklung des Stammes im Verhältniss zu der geringen Flächenentwicklung der Blätter ebenfalls eine beträchtliche ist, so kann die Wasseraufnahme auch über Nacht bis zur völligen Anfüllung der Tracheïden vor sich gehen. Immerhin müssen die Lycopodien mit weit geringeren Mengen von Bodenlösung auskommen als die Farne und Equiseten, und hiermit mag auch, wie bei anderen ähnlich sich verhaltenden Pflanzen, das relativ langsame Wachsthum im Zusammenhang stehen. Bei solchen immergrünen Gewächsen, deren Blätter mehrere Vegetationsperioden hindurch thätig sind, braucht also mit verhältnissmässig geringerer Transpiration noch nicht der Mangel der Selbstständigkeit der Ernährung verbunden zu sein. Die wenig ausgiebige Transpiration kann durch ihre lange Dauer compensirt werden.

Von den beiden in den Alpen verbreiteten Arten der Gattung *Selaginella* hat *S. helvetica* unverpilzte Wurzeln, während *S. spinulosa*, wie wir aus den Untersuchungen von Bruchmann[3]) wissen, in

1) Vergl. R. Kühn: l. c. S. 495. Hier auch die ältere Litteratur.

2) H. Bruchmann. Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoetes*. Jenaische Zeitschrift f. Naturw., VIII. Bd.

3) H. Bruchmann. Untersuchungen über *Selaginella spinulosa*. Gotha. Perthes 1897.

sämmtlichen Wurzeln massenhaft Pilzbildungen beherbergt. Ob in Betreff des Wasserausscheidungsvermögens beide Arten von einander abweichen, musste ich unentschieden lassen, da mir von der mycotrophen *S. spinulosa* keine Kulturexemplare zur Verfügung standen. Für die im Gegensatz zu letzterer Art stärkere Wasserdurchströmung bei *S. helvetica* spricht aber schon die stärkere Entwicklung des Absorptionsystems. Die Wurzeln dieses Pflänzchens sind nämlich mit zahlreichen langen Wurzelhaaren versehen, welche bei *S. spinulosa* vollständig fehlen.

Amylophyllie und Saccharophyllie bei den Gefässkryptogamen.

Vorkommen oder Fehlen von Stärke in den assimilirenden Zellen der besprochenen Gefässkryptogamen liefern eine fast durchgreifende Bestätigung der in dem Abschnitt „Stärkeblätter und Zuckerblätter" aufgestellten Regel. Die durch grosse Wasserbilanz hervortretenden mycorhizenfreien Equiseten speichern schon nach wenigstündiger Besonnung grössere Mengen von Stärke in den Chlorophyllkörnern. Aehnlich verhalten sich die ebenfalls pilzfreien *Marsilia quadrifolia* und *Pilularia globulifera*. Von homosporen, autotrophen Filicineen waren nach gleich lange dauernder Belichtung stärkereich: *Polypodium vulgare, P. Dryopteris, Asplenium trichomanes, A. thelipteroides, Struthiopteris germanica, Osmunda regalis* u. s. w., während das mycotrophe *Ophioglossum vulgatum* solche bloss in den Schliesszellen der Spaltöffnungen führte. Bei *Botrychium lunaria*, wie auch bei *Ophioglossum*, sah ich auch dann, wenn den in Glassgefässen eingeschlossenen Blättern Kohlensäure im Ueberschuss dargeboten wurde, Amylum immer nur in den Schliesszellen auftreten. Die ebenfalls mycotrophe *Angiopteris*, deren übrige Merkmale, wie wir früher gesehen haben, auf eine grössere Transpiration deuten, bildet dagegen unter solchen Umständen erhebliche Stärkemengen. Unsere Lycopodien speichern Stärke nach stattgehabter Assimilation, wobei allerdings zu bemerken ist, dass die einzige unserer Arten, für welche Pilzsymbiose bekannt ist, *Lycopodium inundatum* sich den mycorhizenfreien Arten in dieser Beziehung gleich verhält. Ein durchgreifender Unterschied zeigt sich dagegen bei den beiden alpinen Selaginellen. Auch unter den günstigsten Assimilationsbedingungen fanden sich nicht die geringsten Spuren von Stärke bei der mycorhizenführenden *Selaginella*

spinulosa, während *S. helvetica* schon nach wenigstündiger Besonnung die Gegenwart von erheblichen Mengen von Stärke erkennen lässt.

Kulturschwierigkeit einiger mycotrophen Gefässkryptogamen.

Die Kultur vieler, auch der chlorophyllreichen Mycorhizenpflanzen stösst, wie jeder Pflanzenzüchter, der sich mit diesen Gewächsen beschäftigt hat, weiss, auf nicht geringe, zum Theil noch kaum überwundene Schwierigkeiten. Dies rührt wohl daher, dass nicht nur der Gefässpflanze, sondern auch dem symbiotisch mit ihr verbundenen Pilze die geeigneten Existenzbedingungen geboten werden müssen. Am meisten Erfolg erzielt im Allgemeinen die Kultur mit den Arten feuchterer Standorte, während die an trockeneres Substrat gebundenen Species, und wie wir später bei den Dikotylen sehen werden, besonders die Annuellen, der Kultur am hartnäckigsten widerstreben. Von den hier besprochenen Gefässkryptogamen ist allgemein bekannt, dass die mycorhizenfreien Equiseten, *Filices*, *Hydropterides* äusserst leicht zu ziehen sind und dass auch die etwas schwierigeren Lycopodien gedeihen, sobald die passenden natürlichen Existenzbedingungen ihnen annähernd geboten werden.

Im Gegensatz hierzu verhält sich *Botrychium lunaria* äusserst renitent und pflegt gewöhnlich schon nach 1—2 Jahren einzugehen, während das hygrophile *Ophioglossum*, wie auch das tropische *O. pedunculosum*, auf hinreichend feucht gehaltener Unterlage sich nicht nur jahrelang hält, sondern auch stark vermehrt. *Angiopteris evecta*, deren Wurzeln man zwar stets verpilzt findet, ist in vielen Glashäusern in alten, mächtigen Exemplaren anzutreffen. Dieser Umstand, in Verbindung mit den früher angeführten Merkmalen, die von einer ergiebigen Wasserdurchströmung Zeugniss geben, veranlassen uns, diesen Farn nicht zu den obligaten, sondern zu den facultativen Mycorhizenpflanzen zu zählen.

In hohem Grade verschieden verhalten sich in der Kultur die beiden besprochenen Selaginellen. Während *S. helvetica* in kurzer Zeit grosse Schalen mit einem dichten Rasen überzieht und sich in feucht gehaltenen Alpenanlagen ohne weitere Pflege über ausgedehnte Strecken ausbreitet, gelingt es nur schwer, die mycorhizenführende *S. spinulosa*, selbst wenn sie ganz intact mit einem

grösseren Erdballen gesammelt worden ist, längere Frist am Leben zu erhalten. Von unseren verbreiteteren Gefässkryptogamen scheinen also, wenn wir von der geschlechtlichen Generation absehen, *Selaginella spinulosa* und *Botrychium lunaria* diejenigen zu sein, bei denen die Abhängigkeit von dem symbiotischen Pilze so weit geht, dass sie die Fähigkeit, sich selbstständig zu ernähren, so gut wie vollständig eingebüsst haben; wir hätten also in ihnen obligate Mycorhizenpflanzen zu erblicken.

V. Monokotylen.

Orchideen.

Zum Ausgangspunkt für die vergleichende Betrachtung der Phanerogamen wählen wir die Pflanzen dieser Familie, bei welchen zuerst die Verpilzung von Wurzeln beobachtet worden ist und zwar bei chlorophyllarmen Arten. Auch wurde für die Orchideen, zuerst von Pfeffer[1]), die Ansicht aufgestellt, dass hier eine Association vorliegen dürfte, aus welcher nicht bloss der Pilz, sondern auch die Orchidee Nutzen ziehe. Von Wichtigkeit sind für unsere Betrachtung besonders die Arten, welche grüne, wohl entwickelte Laubblätter tragen und von denen die einen regelmässig mit entotrophen Mycorhizen versehen sind, während die anderen solche entweder ganz entbehren oder doch nur sporadisch führen.

Einen regelmässigen Bestandtheil der Wurzeln bilden die Pilzmycelien bei den Knollenorchideen und zwar kommen sie sowohl bei den Species mit einfachen Knollen, wie *Orchis*, *Ophrys*, *Himantoglossum*, als bei denen mit handförmig getheilten Knollen vor: *Gymnadenia conopea*, *Platanthera bifolia* und *chlorantha*, *Coeloglossum albidum*, *Orchis latifolia*, *O. incarnata*, *O. maculata* usw.

Anders liegt die Sache bei manchen rhizombildenden Arten. So macht Mollberg[2]) darauf aufmerksam, dass bei *Epipactis rubiginosa*, *Ep. palustris*, *Ep. latifolia*, *Cypripedium calceolus*, Pilzbildungen in den zahlreichen Wurzeln, die am Rhizom entspringen, nur spärlich auftreten. Die meisten Wurzeln der Rhizome dieser

1) W. Pfeffer. Ueber fleischfressende Pflanzen und über die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe überhaupt. Landwirthsch. Jahrbücher 1877, p. 997.

2) Mollberg. Untersuchungen über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. Diss. Jena 1884.

Arten, etwa $^2/_3$ von der Gesammtzahl, fand er pilzfrei, ja selbst ganze Individuen liessen keine Spur davon entdecken. Die geringe Ausbreitung der Pilzbildungen bringt Mollberg in Zusammenhang mit der derberen Wurzelbeschaffenheit, welche den Pilzen das Eindringen erschweren soll. Für uns ist der Vergleich dieser pilzarmen Species mit anderen, welche regelmässig und reichlich verpilzte Wurzeln haben, von besonderem Interesse, da er Gelegenheit giebt, die mit den Gefässkryptogamen begonnene vergleichende Betrachtung weiter zu führen. Zunächst ist zu bemerken, dass der erwähnte Gegensatz sich nicht etwa deckt mit demjenigen von Knollenbildung oder Rhizombildung. Die Ausgestaltung der unterirdischen Vegetationsorgane, wie sie uns bei den knollenführenden Ophrydeen entgegentritt, mag zwar für die Ausnutzung der in den oberen Humusschichten wuchernden Pilze besonders günstig sein, insofern die über der Knolle aus der Stengelbasis hervortretenden Wurzeln sich gerade in den humusreichsten Partieen des Bodens ausbreiten. Soweit mir bekannt ist, führen allerdings sämmtliche knollenbildenden Erdorchideen entotrophe Mycorhizen, aber andererseits gilt die Pilzarmuth nicht für alle grünen Orchideen mit kriechendem Rhizom. Die Wurzeln von *Cephalanthera rubra*, *C. grandiflora* sind reichlich mit Pilzen versehen und bei *Goodyera repens* beherbergen sie nicht nur die Wurzeln, sondern auch die Rhizome. Nicht Knollen oder Rhizombildung sind es, wodurch die Vertreter dieser beiden Gruppen sich von einander unterscheiden, sondern die verschieden starke Wasserdurchströmung der Pflanzen. Die vergleichende Untersuchung dieser Gewächse[1]) zeitigt im Wesentlichen gleiche Ergebnisse, wie solche für die Gefässkryptogamen bereits mitgetheilt worden sind.

Mit welcher Zähigkeit die meisten unserer Orchideen das Wasser festhalten, ist jedem, der ein Herbar angelegt hat, aus eigener Erfahrung bekannt. Die Arten der Gattungen *Orchis*, *Ophrys*, *Gymnadenia*, *Platanthera* unter anderen, lassen sich nur nach vorheriger Tödtung mit siedendem Wasser, Alcohol u. s. w. rasch und ohne Verfärbung trocknen und zu schönen Herbarexemplaren herrichten. Die Fähigkeit, das aufgenommene Wasser so zähe zurückzuhalten, schützt auch diese Pflanzen an ihren natürlichen

1) Die schöne Abhandlung von Mac Dougal: Symbiotic saprophytism (Annals of botany vol. XIII, 1899), in welcher die Wurzelverpilzung nordamerikanischer Orchideen eingehend besprochen wird, habe ich leider zu spät, nach Abschluss meiner Studien, erhalten, um sie noch mit Erfolg berücksichtigen zu können.

Standorten vor dem Vertrocknen. Wie viel hierbei auf der Herabsetzung der cuticulären Transpiration einerseits, der stomatären andererseits beruht, habe ich nicht näher festzustellen versucht. Dass aber auch unter normalen Verhältnissen die stomatäre Transspiration keine sehr ergiebige sein kann, geht schon daraus hervor, dass wenigstens bei den Arten mit ungetheilten Knollen nur wenige und zwar ausschliesslich in den oberflächlichen Schichten des Substrats verlaufende, nicht sehr lange unverzweigte Wurzeln vorhanden sind. Wenn zwar nicht nur die Wurzeln, sondern auch die Knollen mit Wurzelhaaren versehen sind, so ist immerhin die Wasser aufnehmende Oberfläche im Vergleich zu anderen Pflanzen mit ebenso grossem Blattwerk eine sehr geringe.

Manche Knollen-Orchideen werden zwar auf Triften trockener Kalkhügel gefunden, doch verlangen sie eine nicht zu geringe Durchfeuchtung des Bodens, wobei der Thau eine beträchtliche Rolle zu spielen scheint. An der Sonne ausgesetzten, trockenen Oertlichkeiten findet man wohl deshalb von gewissen Arten die blühenden Exemplare häufig nur im Bereich des Schattens von Sträuchern oder Bäumen, welche die Gluth der Sonnenstrahlen mildern. So kommmt die bei Jena seltene *Ophrys aranifera* gewöhnlich am Fuss von kleinen Wachholderbüschen oder Kiefern vor; bei Würzburg gilt das Gleiche für die dort seltene *Ophrys muscifera*, die bei Jena, wo sie gemein ist, sich, wohl Dank dem etwas feuchteren Klima, auch an völlig unbeschatteten Stellen zu halten vermag. Auf alten Dünen bei der Marina, unfern Pisa, treten ganze Schaaren von *Habenaria intacta* Benth. im Schatten der schirmförmigen Kronen vereinzelt stehender junger Kiefern (*Pinus pinea* und *P. maritima*) und der Büsche von *Juniperus oxycedrus* auf, während in den ungeschützten Zwischenräumen vergeblich nach ihnen gesucht wird.

Der dem Boden gewährte Schutz mag nun nicht bloss den Orchideen, sondern auch dem symbiotisch mit ihnen verbundenen und in das umgebende Substrat sich ausbreitenden Pilze zu Gute kommen und dadurch wieder die Orchideen indirect Förderung erfahren. Wie wichtig übrigens die Feuchthaltung des Bodens für das Gedeihen der Orchideen ist, weiss ein jeder, der diese Pflanzen Jahre hindurch an ihren natürlichen Standorten beobachtet hat. Ein trockener, namentlich von Ostwinden begleiteter Frühling ist für den Orchideenflor weit verderblicher als für die meisten anderen Blüthenpflanzen. Die Stöcke ziehen oft

ein, bevor sie zur Blüthe gelangt sind, und es finden sich daran nur verkümmerte Blüthenstände. Dieses Verhalten ist aus der oberflächlichen Lage sämmtlicher Wurzeln bei den Arten mit ungetheilten und wenig tief liegenden Knollen verständlich. Die ebenfalls auf trockenem Kalkboden vorkommenden, aber später blühenden Arten, wie *Ophrys apifera, Himantoglossum hircinum, Gymnadenia conopea* werden durch Trockenheit weniger geschädigt, wohl in Folge der tieferen Knollenlage, wobei für *Gymnadenia* noch der Unterschied hinzukommt, dass sie ausser den horizontal verlaufenden Wurzeln, in den Zinkenwurzeln noch solche besitzt, welche das Wasser aus tieferen Erdschichten hervorholen können. Immerhin gehören die knollentragenden Arten, mit Ausnahme etwa derjenigen, welche auf nassem Substrat gedeihen, wie *Orchis latifolia, O. incarnata, O. morio, O. laxiflora,* zu den Gewächsen, die mit einem relativ geringen Wasservorrath auskommen müssen.

Auf die geringe Wasserdurchströmung lässt auch die mangelnde Wasserausscheidung schliessen, nach welcher man bei den meisten Arten vergebens sucht, auch wenn die Wurzeln reichlich begossen worden sind und die Transpiration durch Bedeckung vermittelst Glasglocken möglichst herabgesetzt wird. In guter Kultur stehende Gartenexemplare wurden im Mai oder Juni, also zur Zeit der kräftigsten Vegetation, in der angegebenen Weise behandelt. Am folgenden Morgen war, mit Ausnahme von *Orchis incarnata,* keine Spur von Ausscheidung bei allen untersuchten Knollenorchideen *(Orchis morio, O. fusca, O. latifolia, Ophrys muscifera, Platanthera bifolia, Gymnadenia conopea)* wahrzunehmen. Das gleiche Verhalten zeigten die mit Rhizomen versehenen *Cephalanthera grandiflora, C. rubra, Goodyera repens.* Dabei waren die Pflanzen so reichlich mit Wasser angefüllt, dass dasselbe an künstlich angebrachten kleinen Blattwunden sofort in Tropfen ausgeschieden wurde.

Den zuletzt erwähnten rhizomführenden Arten mit mangelnder Wasserausscheidung stehen folgende gegenüber, bei welchen man, selbst ohne dass die Pflanzen mit Glocken bedeckt sind, an feuchten Morgen die ausgetretenen Wassertropfen an den Blattenden wahrnehmen kann: *Epipactis palustris, Ep. latifolia, Ep. rubiginosa, Listera ovata, Cypripedium calceolus, C. spectabile, C. guttatum.* Diese Pflanzen tragen an ihren Rhizomen lange, tiefgehende Wurzeln, in welchen die Gefässe viel stärker hervortreten als bei den ensprechenden Organen der Knollenorchideen. Auch der Bau der Blätter spricht für eine grössere Transpiration, denn die Spreiten

sind nicht so dick wie bei jenen, die Intercellularräume sind stärker entwickelt. In demselben Sinne lassen sich deuten die Anordnung des Assimilationsparenchyms, die ausgiebigeren Lageveränderungen der Chlorophyllkörner, welche eine feinere Regulirung der Transspiration ermöglichen.

Der in den Tropenländern so auffällige Gegensatz zwischen den glänzenden dunkelgrünen Blättern von Ficusarten und anderen derblaubigen Gewächsen und den matten grünen zarten Fiedern der Leguminosen ist auch in unseren Breiten, bei einheimischen Gewächsen, wenn auch nur in geringerem Grade, vorhanden. Durch die starke Lichtreflexion, welche an der Oberfläche der glänzenden Blätter stattfindet, soll nach der herrschenden Ansicht die chlorophyllzerstörende Wirkung des Lichtes geschwächt werden. Ohne auf eine Kritik dieser von verschiedenen Forschern vertretenen Anschauung, die sich wenigstens für die völlig ausgebildeten Blätter kaum aufrecht erhalten lassen dürfte, einzugehen, will ich nur bemerken, dass es viel näher liegt anzunehmen, dass Vorhandensein oder Fehlen des Glanzes mit dem verschieden grossen Transpirationsbedürfniss im Zusammenhang stehen. Bei im übrigen gleicher Blattbeschaffenheit wird ein mattes Blatt sich stärker erwärmen und stärker transpiriren als ein solches, an dessen Oberfläche die Sonnenstrahlen in hohem Grade zurückgeworfen werden. Mit dieser Auffassung harmonirt durchaus die matte Oberflächenbeschaffenheit der Leguminosen und anderer Pflanzen mit labiler Lichtstellung der Blätter, die, wie ich gezeigt zu haben glaube, im Dienste der Transpirationsregulirung steht. Es ist daher zu erwarten, dass zwischen im Uebrigen nahestehenden Gewächsen mit oder ohne Mycorhizen auch Unterschiede in Bezug auf die Lichtreflexion an der Spreitenoberfläche zu gewärtigen sind. Obwohl ich dieser Frage keine grössere Aufmerksamkeit geschenkt habe, so kann ich doch einige Thatsachen anführen, welche die gemachte Annahme stützen.

An einem feuchten, nach Nordost geneigten, von Kiefern und Buchen beschatteten Abhang des Rauthales bei Jena wachsen nahe beisammen auf humusreichem Waldboden *Orchis fusca*, *Platanthera bifolia*, *Listera ovata* und *Cypripedium calceolus*. Trotz der schwachen Beleuchtung des Standorts zeichnet sich *Orchis fusca* und in etwas geringerem Grade *Platanthera bifolia* durch an solchen Orten sonst ungewohnten Blattglanz aus. Beide Arten gehören zu den schwächer transpirirenden und mycorhizen-



führenden Orchideen. Bei *Listera ovata* ist der Glanz am wenigsten bemerkbar, die Blätter von *Cypripedium* endlich sind völlig glanzlos. Beide Pflanzen gehören zu den stärker transspirirenden Orchideen; in den Wurzeln von *Listera* ist die Verpilzung weit spärlicher als bei *Orchis* und *Platanthera*, bei *Cypripedium* endlich sind, wie wir früher gesehen haben, die Wurzeln oft in ihrer ganzen Ausdehnung frei von Pilzen. Es besteht also hier ein unverkennbarer Zusammenhang zwischen stärkerer Lichtreflexion und Wurzelverpilzung, die ihrerseits wieder mit der geringeren Wasserdurchströmung in Verbindung steht.

Die Untersuchung der Orchideen in Betreff des Vorkommens oder Fehlens von Stärke in den Chloroplasten nach vorhergegangener Assimilation ergab, im Vergleich zu den Gefässkryptogamen, wenig prägnante Resultate; der dort so auffallende Gegensatz zwischen amylophyllen und saccharophyllen Arten ist hier fast völlig verwischt. Die früher erwähnten Untersuchungen von A. Meyer haben gezeigt, dass *Orchis fusca* zu den Pflanzen mit „Zuckerblättern" gehört. Aehnlich verhalten sich nach meinen eigenen Beobachtungen die Mehrzahl der untersuchten Knollenorchideen, die entweder keine oder nur in den Schliesszellen der Stomata Stärke anhäufen. Andererseits ist bei *Cypripedium*, welches wir als relativ stark transpirirend und von Pilzen wenig abhängig kennen gelernt haben, schon nach wenigstündiger Besonnung das Assimilationsparenchym mit zahlreichen Stärkekörnern versehen. Diesen mit unserer Aufstellung harmonirenden Thatsachen stehen nun aber Ausnahmen gegenüber. Bei den durch relativ grosse Verdunstung hervortretenden *Epipactis palustris*, *Ep. rubiginosa* fand ich unter denselben Bedingungen bloss in den Schliesszellen Stärke, während das durch reiche Wurzelverpilzung ausgezeichnete *Herminium Monorchis* auch im Assimilationsparenchym am Abend eines sonnigen Tages ganz erhebliche Stärkemengen speicherte.

Wenn schon der blosse Vergleich der Vegetationsorgane erkennen lässt, dass zwischen regelmässig pilzführenden einerseits und pilzfreien oder doch pilzarmen Orchideen andererseits ein beträchtlicher Unterschied in der Transpirationsgrösse bestehen muss, so bekommt man doch eine richtige Vorstellung von den relativen Wassermengen, welche die Pflanzen während der Vegetationszeit durchströmen, erst wenn man die Dauer der letzteren in Berücksichtigung zieht.

Mit Ausnahme der im Schatten, zwischen Moospolstern, auf humusreichem Waldboden vegetirenden *Goodyera repens*, deren Blätter wintergrün sind, ist bei den regelmässig mit Pilzen in Symbiose lebenden Arten die oberirdische Vegetationszeit auf wenige Wochen beschränkt. Schon bald nach dem Verblühen sterben bei unseren Knollenorchideen die Laubblätter ab und nach der Samenreife folgt ihnen hierin auch bald der oberirdische Theil der Achse. Ganz anders das Verhalten von *Cypripedium calceolus*, *Epipactis palustris*, *E. latifolia* und *E. rubiginosa*, deren Blätter, wenigstens an günstigen Standorten, sich bis spät in den Herbst hinein grün erhalten und also während viel grösserer Zeiträume das Geschäft der Assimilation und Transpiration verrichten können. Es sind dies alles Arten, bei welchen Wurzelverpilzung fehlt oder doch sehr zurücktritt. Ein zwischen beiden Gruppen intermediäres Verhalten wird bei der, wie *Cypripedium* und *Epipactis*, wasserausscheidenden *Listera ovata* beobachtet, welche eine weniger lange Vegetationsdauer und zugleich häufiger verpilzte Wurzeln besitzt. Es besteht also bei den Orchideen, wie bei den Gefässkryptogamen, ein unverkennbarer Zusammenhang zwischen Wurzelverpilzung und Transpiration, so dass wir schon jetzt den allerdings noch weiter zu erhärtenden Satz aufstellen können, dass der mit der Gefässpflanze in Symbiose lebende Pilz dieser einen Ersatz für die zu spärliche Transpiration bietet. Die von grösseren Wassermengen durchzogenen Orchideen bedürfen dieser Beihilfe nicht oder doch nur in geringerem Grade, da sie mit dem Transpirationswasser die nothwendige Menge von Nährsalzen selbstständig zu erwerben vermögen.

Die Kultur der Mehrzahl unserer einheimischen Orchideen bereitet dem Pflanzenzüchter grosse Schwierigkeiten. Auch wenn denselben Existenzbedingungen geboten werden, die mit den natürlichen möglichst übereinstimmen, werden manche Arten immer schwächer und gehen in der Regel früher oder später ein. Dies gilt besonders, wenn wir von den chlorophyllarmen Arten ganz absehen, von den an trockenere Standorte gebundenen Knollenorchideen (*Aceras anthropophora*, *Himantoglossum*, die *Ophrys*-Arten), während die mehr hygrophilen Species, wie *Orchis latifolia*, *O. maculata*, *O. fusca*, *Sturmia Loeselii* sich nicht nur halten, sondern unter Umständen gar zu kräftigeren Pflanzen erstarken. Die günstigsten Resultate erzielt man aber mit den von Pilzen



mehr oder weniger unabhängigen Formen, wie *Cypripedium calceolus, Epipactis palustris, E. rubiginosa, Listera ovata*, die, wenn Substrat, Beleuchtung und Feuchtigkeitsverhältnisse in passender Weise verwirklicht sind, sich vermehren und zu ansehnlichen Stöcken heranwachsen. Worin diese Unterschiede im Gedeihen, die nach Oertlichkeiten verschieden ausfallen mögen, hauptsächlich begründet sind, darüber lassen sich zur Zeit nur Vermuthungen aussprechen. Am plausibelsten erscheint die Annahme, dass der mangelhafte Erfolg, der bei den Kulturversuchen der obligat-mycotrophen Arten sich einstellt, darauf beruht, dass den symbiotischen Pilzen nicht die geeigneten Bedingungen geboten werden. Die besten Resultate erhält man, wie in verschiedenen Gärten zu sehen ist, durch Bepflanzung des Bodens, in dem die Orchideen stehen, mit Gräsern, Carices und dikotylen Stauden, welche die obersten Bodenschichten vor Austrocknung schützen und deren Verwesungsproducte den symbiotischen Pilzen zu Gute kommen mögen. Es müssen nämlich bei der Kultur der Erdorchideen, wie auch anderer mycotropher Pflanzen, berücksichtigt werden nicht nur die Ansprüche, welche diese selbst an Boden, Befeuchtung und Belichtung machen, sondern auch diejenigen der symbiontischen Pilze. Es ist nicht zu bezweifeln, dass von diesem Gesichtspunkte aus planmässig durchgeführte Versuche es schliesslich ermöglichen werden, zahlreichere Vertreter dieser so eigenthümlichen Pflanzenfamilie in unseren Gärten zu halten und zu befriedigender Entwickelung zu bringen.

Andere mycotrophe, monokotyle Knollen- und Zwiebelgewächse.

Der grossen Verbreitung der Mycorhizen bei den monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächsen ist schon in einem früheren Abschnitt (p. 553), auf welchen hier verwiesen sei, gedacht worden. Unter den Liliaceen, Colchicaceen, Iridaceen, Amaryllideen und Araceen, welche in Deutschland, in den Alpen und an der ligurischen Küste ausgegraben wurden, sind mir nur wenige Arten vorgekommen, deren Wurzeln keine entotrophe Pilzbildungen hätten erkennen lassen. Bei den pilzführenden Arten tritt allerdings die Verpilzung, die auch auf Gartenboden, ja selbst bei Topfexemplaren anzutreffen ist, an Massenhaftigkeit gegenüber derjenigen der Knollenorchideen meist um ein beträchtliches zurück. Während

bei diesen die Pilzbildungen oft geschlossene Hohlcylinder des Rindenparenchyms einnehmen, erscheinen sie bei Liliaceen und Amaryllideen oft nur gruppenweise, und nicht selten sind die Wurzeln auf mehr oder weniger ausgedehnte Strecken völlig pilzfrei.

Die saftreichen Blätter aller dieser Pflanzen halten das Wasser mit grosser Zähigkeit fest und setzen dem Vertrocknen hartnäckigen Widerstand entgegen. Für die geringe Wasserbilanz sprechen ausserdem der meist spärliche, öfters ganz fehlende Wurzelhaarbesatz an den allerdings langen aber gewöhnlich wenig verzweigten oder gar unverzweigten Wurzeln[1]) und die jedenfalls oft mangelnde[2]) Wassersecretion an den Blättern, die ich weder bei *Crocus, Tulipa, Scilla, Hyacinthus, Colchicum* noch bei *Leucojum, Galanthus, Narcissus* beobachten konnte.

Die Blätter der Pflanzen dieser Gruppe gehören zu denjenigen, welche in dem Assimilationsparenchym entweder niemals oder doch nur unter besonders günstigen Bedingungen Stärke in den Chlorophyllkörnern ablagern. Selbst nach andauernder Besonnung und starker Bodenbefeuchtung fand ich bei *Colchicum autumnale, Tulipa Gesneriana* bloss in den Schliesszellen Amylum. Allein bei *Tofieldia calyculata*, die besonders in der Ebene an feuchte Standorte gebunden ist, waren die Blätter unter denselben Umständen durch grossen Stärkegehalt ausgezeichnet, eine für uns bedeutsame Thatsache, da die Wurzeln dieser Colchicacee der Verpilzung stets zu entbehren scheinen. Stärkeblätter sind auch den aus Ostasien stammenden Zierpflanzen der Gattung *Funkia* eigen. In den reichverzweigten und mit zahlreichen, langen Haaren versehenen Wurzeln dieser Pflanzen suchte ich vergebens nach Pilzen. Die Blätter bilden im Gegensatz zu anderen Liliaceen bei Besonnung so massenhaft Stärke, dass Sachs[3]) sie mit Erfolg zu seinen bekannten Jodprobeversuchen verwenden konnte.

In der Familie der Araceen wurde Mycorhizenbildung vermisst bei den beiden hygrophilen *Acorus calamus* und *Calla palustris*.

1) Vergl. Frank Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuchungen aus dem botan. Institut in Tübingen, Bd. I, p. 168.

2) Die Wassersecretion fehlt nicht bei allen monokotylen Zwiebelgewächsen. Ich habe sie unter anderen beobachtet bei *Gagea sylvatica*, bei *Allium ursinum* und an den Kotyledonen anderer *Allium*-Arten. Ueber einige weitere Fälle siehe v. Minden, Beiträge zur anat. und physiol. Kenntniss Wasser-secernirender Organe. Bibliotheca botanica 1899.

3) J. v. Sachs, Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter. Gesammelte Abhandlungen, Bd. I, p. 360.

Während letztere beim Assimilationsprocess grosse Mengen von Stärke in den Chlorophyllkörnern speichert und an den Blattspitzen allnächtlich grosse Wassertropfen ausgeschieden werden, unterbleibt zwar bei *Acorus* die Stärkebildung in den Chloroplasten vollständig, das andere Merkmal stark transpirirender Gewächse, die Wasserexcretion, ist dagegen leicht festzustellen. Bei dem stets mycorhizenführenden *Arum maculatum* unterbleiben, auch unter den günstigsten Bedingungen, sowohl die Wasserausscheidung als auch die Stärkebildung, welche selbst nicht in den Schliesszellen der Stomata wahrgenommen werden konnte.

Wenn auch, wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, die Mycotrophie für die Pflanzen, welche uns hier beschäftigen, von Wichtigkeit sein dürfte, so sprechen doch verschiedene Thatsachen dafür, dass sie an Bedeutung zurücktritt gegenüber der Rolle, die sie bei den Knollenorchideen spielt. Für eine grössere Selbstständigkeit in der Ernährung spricht schon das weit kräftiger entwickelte Wurzelsystem, vor allem aber die leichte Kultivirbarkeit aller dieser Monokotylen, von denen nicht wenige zu den beliebtesten Zierpflanzen gehören. Wie bekannt ertragen nicht nur viele dieser Ziergewächse, sondern verlangen, wie zum Beispiel die Hyacinthen, zum üppigen Gedeihen eine reichere Nährsalzzufuhr, welche dagegen den Knollenorchideen verhängnissvoll werden kann. Wiederholt sah ich *Ophrys*-Arten, die mit etwas stärkeren Nährlösungen begossen worden waren, durch Verschimmelung zu Grunde gehen.

Nicht mycotrophe Monokotylen.

In einem ziemlich schroffen Gegensatz zu den bisher besprochenen meist mycotrophen Monokotylen stehen die Pflanzen derselben Classe mit gras- oder binsenähnlichen Blättern, bei welchen die Mycotrophie sehr in den Hintergrund tritt. Dies gilt schon von der Familie der Gramineen, innerhalb welcher Wurzelverpilzung bei verschiedenen Arten beobachtet worden ist, in noch viel höherem Grade aber von den Juncaceen und Cyperaceen, bei welchen bis jetzt weder von meinen Vorgängern, noch von mir selbst jemals Mycorhizen gefunden werden konnten. Bei den hygrophilen, rasch welkenden und vertrocknenden *Juncus*, *Scirpus*, *Eriophorum*, *Carex*-Arten würde dies an sich ja weniger auffallen, da auch sonst die Wurzelverpilzung bei Sumpfpflanzen sehr zurücktritt. Wenn wir aber auch in nährsalzarmen Torfmooren, ja auf humus-

reichem Waldboden bei Arten der Gattungen *Carex*, *Juncus*, *Luzula* u. s. w. vergeblich nach Mycorhizen suchen, so müssen wir annehmen, dass auch diesen Gewächsen ihre Organisation es gestattet, sich die Nährsalze selbstständig zu erwerben und mithin die Pilzsymbiose zu entbehren.

Für die grössere Wasserbilanz spricht auch bei den mit scheinbar xerophyten Assimilationsorganen versehenen Arten das mächtige Wurzelwerk, dessen Glieder mit zahlreichen langen Wurzelhaaren versehen sind.

Wasserausscheidung aus den Blattenden ist bei manchen Cyperaceen und Juncaceen zu beobachten (z. B. *Scirpus sylvaticus*, *Carex acuta*, *C. hirta*, *C. vulpina*, *Juncus filiformis*) und wo man am Ende der Blätter Wasserexcretion vermisst *(Scirpus lacustris)*, lässt sich eine mehr oder weniger weit gehende Wasserfüllung der für solche schwammigen Gewächse charakteristischen Luftlacunen feststellen. Es vermögen also derartige Sumpfpflanzen auch bei ausbleibender Transpiration beträchtliche Mengen von Wasser aufzunehmen, wobei der Ueberschuss allerdings nicht nach aussen befördert, sondern im Inneren aufgespeichert wird, um dann unter günstigen Transpirationsbedingungen an die Atmosphäre verloren zu gehen.

Die bei den Cyperaceen und Juncaceen vorhandene Amylophyllie spricht ebenfalls für eine bei diesen nicht mycotrophen Pflanzen energischere Wasserdampfabgabe, als diejenige der mycotrophen, meist saccharophyllen Liliifloren ist. Es bestätigt sich also auch hier wieder der Satz, nach welchem den autotrophen Pflanzenformen eine ergiebigere Wasserdurchströmung eigen ist als den Mycorhizenpflanzen. In Betreff der Arten mit mehr oder weniger xerophyter Ausbildung der immergrünen Assimilationsorgane, wie die *Luzula*, manche *Scirpus*, *Carex*-Species lässt sich wiederholen, was schon für die Lycopodien gesagt worden ist: die geringere Ausgiebigkeit der Transpiration wird durch ihre längere Dauer compensirt.

VI. Krautige Dikotylen mit Mycorhizen.

Von den krautigen Dikotylen, bei denen Mycotrophie ebenso verbreitet ist als bei den Monokotylen, sollen uns nunmehr einige der besonders instructiven Fälle beschäftigen. Auch hier begegnen uns einzelne Familien, deren sämmtlichen ein-

heimischen Vertretern Mycorhizenbildung zu fehlen scheint, neben anderen, wo Wurzelverpilzung fast durchgreifende Regel ist.

Gentianeen.

Die Pflanzen dieser Familie gehören nebst den Orchideen zu den für unsere Fragestellung wichtigsten Gewächsen. Neben autotrophen Arten, welche in ihrer Ernährung sich vollkommene Selbstständigkeit bewahrt haben, giebt es im strengsten Sinne mycotrophe Formen, die wie unsere holosaprophytischen Orchideen erst zum Blühen aus dem Humus hervorbrechen. Genauer unterrichtet sind wir über die westindischen Arten der Gattung *Voyria*, deren Wurzeln nach Johow[1]) keine Wurzelhaare tragen, dafür aber zu typischen entotrophen Mycorhizen ausgebildet sind. In geringerem Grade ausgebildet ist die Mycotrophie bei der Gattung *Obolaria*. Durch die Untersuchungen von Holm[2]) sind die Vegetationsorgane von *Obolaria virginica* genauer bekannt geworden. Diese Pflanze hat verticale, angedrückte, spatelförmige Blätter, welche reichlich Chlorophyll führen und merkwürdiger Weise Stärke speichern. Die Structur des Assimilationsparenchyms, welches an dasjenige der parasitischen *Thesium*-Arten erinnern soll, spricht schon für geringe Selbstständigkeit der Ernährung, noch mehr aber die Beschaffenheit des Wurzelsystems. Eine Hauptwurzel fehlt; die spärlichen, wenig verzweigten, fleischigen, unregelmässig verdickten und gefalteten Wurzeln entbehren der Wurzelhaare, oder letztere sind doch nur durch kurze Papillen vertreten; dafür sind die Wurzeln zu typischen entotrophen Mycorhizen ausgebildet. Bemerkenswerth ist die Angabe, dass diese Pflanze, welche schon früh im Jahre zur Blüthe gelangt, einjährig sein soll. Aus verschiedenen Gründen erscheint diese Angabe erneuter Prüfung bedürftig. Nach dem, was wir von dem sehr trägen Wachsthum der obligaten Mycorhizenpflanzen wissen, halte ich es für wahrscheinlicher, dass dieses Gewächs eine längere Entwickelungszeit in Anspruch nimmt. Diese nicht unwesentliche Frage wird sich an Ort und Stelle unschwer entscheiden lassen.

---

1) Fr. Johow, Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, 1885.

2) Theod. Holm, *Obolaria virginica* L., a morphological and anatomical study. Annals of botany, Vol. XI, 1897.

So viel mir bekannt, ist bis jetzt Mycorhizenbildung für unsere einheimischen *Gentiana*-Arten nicht beschrieben worden, obwohl sie nach meinen Befunden ganz allgemein verbreitet sein dürfte, da ich bei keiner Art in den Nebenwurzeln vergebens darnach gesucht habe. In den Alpen begegnete mir Wurzelverpilzung bei *Gentiana lutea*, *G. punctata*, *G. cruciata*, *G. asclepiadea*, *G. excisa*, *G. verna*, *G. campestris*, *G. tenella*, *G. nivalis* und bei der hochalpinen *G. bavarica* (bei 3000 m); in Thüringen fand ich regelmässig verpilzt *G. germanica* und *G. ciliata*, in der Rheinebene bei Strassburg *G. pneumonanthe* und ausserdem *Erythraea centaurium* und *Chlora perfoliata*.

Da über die Transpirationsgrösse der Enziane keine directen Beobachtungen vorliegen, so steht uns bei deren Beurtheilung bloss die Betrachtung des Baus der Vegetationsorgane zur Verfügung.

Gräbt man eine der kleineren *Gentiana*-Arten, z. B. *G. ciliata*, sorgfältig aus dem Boden, um das Wurzelsystem möglichst wenig zu verletzen, so fällt es in hohem Grade auf, dass die Wurzeln fast gar nicht mit dem Substrat verwachsen sind. An den ziemlich langen, spärlich verzweigten Wurzeln, an denen hie und da Adventivknospen sitzen, gelang es mir nicht, Haare aufzufinden. Das gleiche gilt für *G. cruciata*, *G. excisa*, *G. asclepiadea*. Nur bei der annuellen *G. germanica* traf ich gruppenweis vertheilte Wurzelhaare von geringer Länge.

Schon das auffallende Zurücktreten der Wurzelhaare an dem ausserdem spärlich verzweigten Wurzelsystem spricht für die geringe Wasserbilanz der Enziane. Bestätigt wird diese Ansicht durch die überaus schwache Entwickelung der Wasserleitungsröhren. Gilg sagt hierüber in seiner Bearbeitung der Gentianaceen in Engler's Pflanzenfamilien folgendes: „Der Holzkörper setzt sich zusammen aus meist sehr starkwandigen und häufig bis auf ein sehr geringes Lumen verdickten, hofgetüpfelten Tracheïden . . . . Die häufig nur sehr spärlich vertretenen Gefässe sind ebenfalls behöft getüpfelt und meist von sehr engem Lumen . . . „Es darf uns daher auch nicht wundern, wenn die *Gentiana*-Arten nur auf regelmässig durchfeuchtetem Boden zu gedeihen vermögen. Die meisten Species bewohnen denn auch die höheren Gebirge in verschiedenen Breiten, und in der Ebene und dem Hügellande findet man sie nur an solchen Orten, wo der Boden nicht übermässig austrocknet und reichlich vom Thau benetzt wird."

Das einmal aufgenommene Wasser halten die Enziane mit Zähigkeit zurück. Wasserspalten sollen nach Perrot[1]) bei allen erdbewohnenden Gentianeen fehlen. Bei verschiedenen Arten von *Gentiana*: *G. verna*, *G. excisa*, *G. cruciata*, *G. asclepiadea* traf ich, in Uebereinstimmung mit dieser Angabe, niemals Wasserausscheidung an den Blättern. Zu diesem Merkmal, welches wir häufig bei schwach transpirirenden Gewächsen gefunden haben, kommt noch hinzu, dass die Enziane durch „Zuckerblätter" charakterisirt sind. Selbst unter den günstigsten Verhältnissen fand ich bei verschiedenen alpinen und nicht alpinen Species entweder gar keine Stärke in den Chlorophyllkörnern oder doch nur Spuren davon, z. B. bei *Gentiana tenella*, *G. obtusifolia*.

Wie verhalten sich nun den bisher besprochenen Gentianeen gegenüber die an nassen Standorten oder im Wasser selbst vorkommenden Arten?

Limnanthemum nymphaeoides und *Menyanthes trifoliata*, welche beide mycorhizenfrei sind, besitzen Stärkeblätter. Besonders erstere Art speichert schon nach wenigstündiger Besonnung derartige Stärkemengen, dass sie als ausgezeichnetes Object zur Demonstration des Einflusses partieller Verdunkelung der Blattspreite auf die Stärkebildung empfohlen werden kann. Für die beträchtliche Transpirationsgrösse beider Species spricht ferner das Vorkommen von Hydathoden bei beiden Arten und bei *Menyanthes* die Gegenwart der bei Sumpfpflanzen oft fehlenden Wurzelhaare.

Erythraea centaurium, welche ein feuchteres Substrat als die Enziane und ein weniger durchnässtes als *Menyanthes* verlangt, zeigt, wenn im Freien gewachsen, regelmässig verpilzte Wurzeln. Diese Pflanze secernirt aber im Gegensatz zu den *Gentiana*-Arten Wasser aus den Blattenden; ihre Wurzeln sind mit zahlreichen Wurzelhaaren bedeckt und in den Blättern wird, worauf schon A. Meyer (l. c., p. 452) aufmerksam gemacht hat, beim Assimilationsprocess bald Stärke in den Chloroplasten abgelagert. Aehnlich wie *Erythraea* verhält sich, wenigstens in Betreff der Stärkebildung, die oft mit ihr gesellschaftete *Chlora perfoliata*.

Es mag hier noch auf einen merkwürdigen Unterschied in der Structur der Leitungsgewebe der Gentianeen hingewiesen werden,

---

1) E. Perrot, Anatomie comparée des Gentianées. Thèse de la fac. des sciences de Paris 1899, p. 149.

welcher nach den bereits genannten gründlichen Untersuchungen von Perrot zwischen den Vertretern der beiden Abtheilungen dieser Familie, nämlich den Gentianoideen und Menyanthoideen besteht. Während bei den Pflanzen der letzteren Abtheilung die Gefässbündel die gewöhnliche, bei Dikotylen übliche Structur zeigen, kommen bei den Gentianoideen in der Vertheilung der Siebröhren merkwürdige Anomalien vor. Die Siebröhrengruppen sind nämlich nicht beschränkt auf ihre gewöhnliche Stellung im Gefässbündel, sondern sie treten an anderen Orten auf, z. B. in der Peripherie des Markes, ja sogar im Holzkörper. Da derartige Anomalieen der Anordnung bei den mycotrophen Gentianoideen allgemein verbreitet sind und bei den autotrophen Menyanthoideen fehlen, so liegt die durch weitere Studien zu entscheidende Frage nahe, ob nicht dieselben mit der Mycotrophie in irgend einer Weise verknüpft sein mögen.

Viele Gentianeen würden ihrer schönen Blumen halber sicher zu den beliebteren Ziergewächsen unserer Gärten gehören und wohl auch durch die Kunst der Gärtner noch „veredelt" worden sein, wenn sie der Kultur nicht so grosse, bei vielen Arten fast unüberwindliche Schwierigkeiten entgegensetzten. Die hygrophilen *Limnanthema*, *Menyanthes* sind äusserst leicht zu kultiviren; auch manche perenne Enziane (*Gentiana lutea*, eine Form der *G. acaulis*, *G. asclepiadea* u. s. w.) halten sich auf unbestimmte Zeit. Andere ausdauernde Arten, wie *G. bavarica*, *G. verna*, *G. ciliata* gehen dagegen nach kürzerer Frist fast stets zu Grunde. Bei ersterer hochalpinen Art könnten am Misslingen die der Pflanze nicht zusagenden klimatischen Bedingungen Schuld sein; bei den beiden anderen Species, welche auch im Hügellande, ja selbst in den Ebenen gedeihen, kommt dieser Umstand sicher nicht in Betracht und das gleiche gilt für die einjährigen *G. germanica* und *G. campestris*. Der Grund des Nichtgedeihens dürfte, wie bei vielen Knollenorchideen, in der obligaten Mycotrophie gegeben sein. Die ebenfalls einjährige *Chlora porfoliata* und *Erythraea centaurium*, die meist zweijährig ist, oft aber schon im ersten Jahre blüht, um nach der Samenreife abzusterben, lassen sich im Gegensatz zu den annuellen Enzianen leicht zum Blühen bringen. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir dies mit der geringeren Abhängigkeit dieser Gewächse von den symbiontischen Pilzen in Zusammenhang bringen. Die verschiedenen, oben aufgezählten Merkmale ihrer Blätter deuten auf eine weit stärkere Wasserdurchströmung und damit auf

eine grössere Selbstständigkeit im Erwerb der unentbehrlichen mineralischen Nährstoffe von Seiten dieser bloss facultativ mycotrophen Pflanzen.

Vergleichende Kulturversuche mit *Erythraea centaurium*

ergaben denn auch, dass diese Pflanze ohne Mithilfe von Pilzen, wenigstens unter den ihr gebotenen künstlichen Bedingungen, sehr gut zu gedeihen vermag. Die Erde, einer feuchten, mit *Erythraea* bestandenen Rasenfläche entnommen, wurde in gleich grosse Glasgefässe gebracht. Zwei der Behälter wurden während 36 Stunden Aetherdämpfen ausgesetzt, zwei andere mehrere Stunden lang auf 100° erhitzt; bei zwei weiteren Controlgefässen unterblieben derartige Proceduren. Nachdem an der mit Aether behandelten Erde der Aethergeruch vollständig verschwunden war, wurden in jedes Gefäss fünf gleichalterige Keimlinge pikirt und die zunächst mit Glasplatten bedeckten Gläser an ein Fenster gestellt, wo sie während mehrerer Stunden Morgensonne erhielten. Die Anfangs Mai gekeimten Pflänzchen entwickelten sich gleichmässig weiter mit Ausnahme derjenigen, welche in der früher erhitzten Erde wurzelten. Es trat hier die schon von anderen Forschern beobachtete, das Gedeihen schädigende Wirkung ein, die aber nach einiger Zeit wieder gehoben zu werden pflegt. Schon Anfangs August hatten sämmtliche Pflänzchen kleine Rosetten entwickelt, die allmählich erstarkten und zwar so gleichmässig, dass irgend welche constante Unterschiede zwischen den Exemplaren der verschiedenen Kulturen nicht wahrgenommen werden konnten. Anfangs October, als Rosetten von mehreren Centimetern im Durchmesser herangewachsen waren, ergab die Untersuchung, dass die in frischer Gartenerde stehenden Individuen mehr oder weniger stark verpilzte Wurzeln hatten, während bei den Exemplaren, deren Wurzeln sich in mit Aether oder durch Hitze behandeltem Substrate ausgebreitet hatten, vergeblich nach Pilzen gesucht wurde.

Diese Versuche zeigen, dass unter den gegebenen Bedingungen, die allerdings von den natürlichen abweichen, da besonders die Concurrenz mit anderen Pflanzen wegfällt, *Erythraea centaurium* zu ihrem Gedeihen die Pilzsymbiose nicht nothwendig hat, ein Ergebniss, das mir um so weniger unerwartet kam, als ich schon auf Grund der oben mitgetheilten Thatsachen, die für eine be-

trächtliche Wasserdurchströmung dieser Pflanze sprechen, *Erythraea* zu den bloss facultativ mycotrophen Gewächsen zu zählen geneigt war.

Es war nun mein Ziel, mit obligat mycotrophen Gewächsen ähnliche Versuche auszuführen. Leider ist mir dies bis jetzt nicht möglich gewesen, da es mir nicht gelungen ist, die geeigneten Versuchspflanzen, nämlich pilzfreie Keimlinge, zu erhalten. Welche grosse, zum Theil noch unüberwundene Schwierigkeiten die Sporen der Lycopodien und Ophioglosseen, die Samen der einheimischen Orchideen dem Züchter, der sie zur Keimung bringen will, bereiten, ist allgemein bekannt, und es zweifelt wohl jetzt niemand daran, dass dies mit dem Saprophytismus der aus den Keimen sich entwickelnden Gewächse zusammenhängt. Eine weitere Stütze findet diese Annahme in dem Verhalten der Samen gewisser Gentianeen. Während die Samen der facultativ mykotrophen *Chlora serotina* und besonders von *Erythraea centaurium* schon bald nach der Aussaat einen hohen Procentsatz von Keimlingen liefern, gehen schon bei Arten, welche, einmal herangewachsen, leicht zu kultiviren sind, wie *G. lutea*, *G. purpurea* die Samen sehr ungleich auf. Noch renitenter sind diejenigen der einjährigen *Gentiana germanica* und der durch Bildung von Wurzeladventivknospen ausdauernden *G. ciliata.* Von diesen beiden Species wurden im Herbst, gleich nach der Samenreife, zahlreiche Samen theils auf feucht gehaltenes Filtrirpapier, theils auf Erde ausgesät, ohne dass im Laufe des Sommers auch nur eine Keimung zu beobachten gewesen wäre. Dieser Uebelstand, der wahrscheinlich noch gehoben werden kann, war mir um so mehr unerwünscht, als ich gerade gehofft hatte, in diesen einjährigen, obligaten Mycorhizenpflanzen günstige Objecte für die experimentelle Entscheidung der Bedeutung der Wurzelverpilzung zu gewinnen. Hoffentlich gelingt es in der Folge, befriedigende Resultate zu erzielen und so ein geeigneteres Versuchsmaterial zu erhalten, als es ausdauernde Gewächse, wie die von Frank benutzten *Fagus* und *Pinus* und der von Nobbe verwendete *Podocarpus* zu bieten vermögen, Gewächse, bei welchen erst nach viel längerer Versuchsdauer, wobei allerlei Störungen kaum zu vermeiden sind, deutliche Unterschiede im Gedeihen der Versuchspflanzen hervortreten.

Die Feststellung der Ursachen des Auftretens oder Ausbleibens der Keimung der Samen obligat mycotropher Gewächse wird nach dem Muster auszuführen sein, welches in den bekannten

Arbeiten über die phanerogamen Wurzelparasiten (Orobancheen, Rhinanthaceen) zu befriedigenden Ergebnissen geführt hat. Wahrscheinlich wird auch hier eine Beeinflussung der Samen von Seiten des unentbehrlichen Symbionten, hier des Wurzelpilzes, für das Auftreten der Keimung ausschlaggebend sein.

Diese Zeilen waren schon niedergeschrieben, als ich Kenntniss erhielt von der Arbeit eines französischen Forschers Noel Bernard [1]), dem es gelungen ist, Keimlinge von *Neottia Nidus avis* im Freien aufzufinden. In den während des Winters von einer Schicht todter Blätter bedeckten Kapseln waren zahlreiche bis 5 mm lange Pflänzchen enthalten, die in einer mittleren Gewebeschicht sich vollständig verpilzt zeigten. Schon die in der Keimung begriffenen Samen zeigten sich von Pilzfäden eingeschlossen und zu mehr oder weniger umfangreichen Packeten vereinigt. Bernard zieht aus seinen Beobachtungen den Schluss, dass die Anwesenheit des Mycels für die Keimung der Samen von *Neottia* unerlässlich sei, da nach den bisherigen Versuchen die Darbietung günstiger Feuchtigkeits-, Durchlüftungs- und Temperaturbedingungen nicht genüge, um die Keimung herbeizuführen.

Andere krautige Dikotylen mit regelmässiger Wurzelverpilzung.

Unsere einheimischen *Polygala*-Arten, die häufig in Gesellschaft von Enzianen vorkommen, theilen mit den einjährigen und gewissen ausdauernden Arten dieser Gattung die Eigenschaft der schweren Kultivirbarkeit. Es hat daher auch nicht an Aeusserungen über muthmaasslichen Parasitismus dieser Pflanzen gefehlt. Nachdem schon ältere Forscher sich in diesem Sinne ausgesprochen hatten, ist diese Ansicht in neuerer Zeit von Focke [2]) vertreten worden. Trotz sorgfältigen Suchens konnte ich jedoch niemals auch nur Spuren von Haustorien entdecken, dafür aber fand ich entotrophe Mycorhizen bei *Polygala vulgaris* und *P. amara* aus verschiedenen Localitäten und in besonders schöner Ausbildung bei der in den Voralpen verbreiteten *Polygala chamaebuxus*. Wasserexcretion konnte weder bei *P. vulgaris* noch bei *P. amara* beobachtet werden. Selbst nach lang fortgesetzter Assimilation fehlt Stärke im Assimi-

1) Comptes rendus de l'acad. des sciences 1899, p. 1253.

2) Focke, Abhandlungen des Naturw. Vereins in Bremen, XIII, 1884.

lationsgewebe entweder vollständig oder ist doch nur in sehr geringen Mengen vorhanden, alles Merkmale, die, wie auch die spärliche Wurzelbehaarung, mich veranlassen in unseren Polygalaceen obligate Mycorhizenpflanzen zu erblicken.

VII. Krautige Dikotylen mit fehlender oder doch zurücktretender Wurzelverpilzung.

Nachdem im Vorhergehenden eine Anzahl von Dikotylengeschlechtern durchgenommen worden ist, bei deren Vertretern Mycorhizenbildung als Regel gelten kann, empfiehlt es sich, die Untersuchung zu ergänzen durch die Betrachtung solcher Familien, innerhalb welcher Wurzelverpilzung entweder vollständig fehlt oder doch nur sporadisch vorkommt. Schlicht (l. c. p. 496), welcher eine grosse Anzahl einheimischer Familien geprüft hat, erwähnt als frei von Verpilzung die Crassulaceen, Scleranthaceen, Cruciferen, Papaveraceen, Gentianeen, Rhinanthaceen, und Droseraceen. Die letzteren beiden Familien, in Betreff welcher ich Schlichts Angaben bestätigen kann, wollen wir hier, als zu durchaus eigenthümlichen biologischen Gruppen gehörend, vor der Hand unberücksichtigt lassen. Die Gentianeen, von denen Schlicht bloss die sumpfbewohnende *Menyanthes trifoliata* untersucht hat, sind nach dem, was wir kennen gelernt haben, aus der obigen Liste zu streichen. Es blieben also zur Berücksichtigung übrig die Crassulaceen, Scleranthaceen, Papaveraceen und Cruciferen. Ich füge gleich hinzu, dass die Fumariaceen, Caryophylleen und Saxifragaceen, soweit meine Untersuchungen reichen, ebenfalls zu den mycorhizenfreien Familien zu zählen sind.

Cruciferen.

Aus dieser Familie hat Schlicht sechs Arten untersucht und sie alle unverpilzt gefunden. Da dieselben alle auf der Kultur unterworfenem Substrat gewachsen waren, so schien es mir nicht ohne Interesse, auch solche Species zu prüfen, die in Wäldern oder auf Felsen, kurz an von der Kultur nicht unmmittelbar beeinflussten Orten wachsen. Es kamen zur Beobachtung *Isatis tinctoria*, *Erysimum crepidifolium*, *Arabis hirsuta*, *Thlaspi montanum*, *Dentaria*

bulbifera, Cardamine sylvatica aus der Umgegend von Jena und im Engadin *Cardamine amara, C. resedifolia, Kernera saxatilis, Hutchinsia alpina, Arabis alpina,* die sich sämmtlich mycorhizenfrei erwiesen.

In Betreff der Merkmale, die wir als Maassstab für die Beurtheilung der Transpirationsgrösse kennen gelernt haben, verhalten sich die Cruciferen diametral verschieden von den obligat mycotrophen Gewächsen. Das Wurzelsystem fällt durch mächtige Entwicklung auf; die Wurzelhaare sind durch grosse Zahl und Länge ausgezeichnet; die Wasserleitungsröhren endlich sind in Wurzel, Stamm und Blatt reichlich vertreten. Die Fähigkeit, tropfbar flüssiges Wasser auszuscheiden, ist bei den Cruciferen wie bei wenigen anderen Familien entwickelt; ihre Blätter sind typische „Stärkeblätter," in welchen schon nach kurzer Assimilationsdauer ergiebige Stärkeansammlung vor sich geht. Noch ein anderes, bisher nicht berührtes Merkmal, welches für die autotrophen Gewächse, im Gegensatz zu den obligat mycotrophen Gewächsen, charakteristisch zu sein scheint, nämlich die Stimmung auf höhere Lichtintensitäten, die sich bei mangelhafter Beleuchtung durch starke Etiolirung äussert, macht sich bei den Cruciferen, wie auch bei den folgenden Familien, in auffallendem Grade bemerkbar.

Die Papaveraceen und Fumariaceen, von denen nur wenige Arten für uns in Betracht kommen, schliessen sich eng an die Cruciferen an. Weder bei den annuellen Fumarien, noch bei der auf Gemäuer verwilderten *Corydalis lutea* und bei den in Wäldern und Hecken vorkommenden *C. cava* und *C. solida* konnte Verpilzung in den reich behaarten Wurzeln aufgefunden werden. Starke Wasserausscheidung und Stärkeblätter haben diese Pflanzen mit den Cruciferen gemein. Ein Gleiches gilt für *Chelidonium majus* und die Arten der Gattung *Papaver*.

Saxifragaceen.

Mycorhizenbildung ist mir bisher bloss von *Parnassia palustris* bekannt, für welche sie auch schon Schlicht angegeben hat, und von *Saxifraga aizoides*, bei der ich, wenigstens an Exemplaren, die auf moorigem Boden gewachsen waren, einzelne verpilzte Wurzeln vorgefunden habe. Bei unseren beiden Chrysosplenien wurde vergebens nach Mycorhizen gesucht, desgleichen bei den alpinen *Saxifraga aizoon, S. caesia, S. stellaris, S. Seguieri.*

Während wir bei den bisher besprochenen mycorhizenfreien Gewächsen verschiedene Merkmale vereint fanden, welche alle für eine ergiebige Wasserdurchströmung sprechen, verhalten sich gewisse Saxifrageen, wie auch Vertreter der nächstfolgenden Familien in mancher Beziehung verschieden. Die Crassulaceen und viele Saxifrageen und Caryophylleen gehören zu den Gewächsen, die man auf Grund ihrer Structur- und Standortsverhältnisse als Xerophyten bezeichnet, womit man die Ansicht verknüpft, dass ihre gesammte Structur auf grosse Wasserersparniss hinzielt. Auf Grund unserer Erfahrungen sind wir jedoch geneigt anzunehmen, dass diese Ansicht einiger Einschränkungen bedarf.

In der Gattung *Saxifraga* giebt es neben den xerophilen, immerhin aber an feuchtes Gebirgsklima gebundenen Arten, wie *S. aizoon* und Verwandte, hygrophile auf nassem Substrat wurzelnde Species, wie *S. stellaris*, *S. aizoides*. Trotz der verschiedenen Ausbildung der Blätter finden wir bei den xerophilen wie bei den hygrophilen Formen starke Wasserexcretion, welche sich bei den Arten der Section *Euaizoonia* ohne Weiteres an der mächtigen Kalkausscheidung erkennen lässt, aber auch bei anders sich verhaltenden Arten leicht nachgewiesen werden kann. Die starke, durch ausgedehntes Wurzelwerk und zahlreiche lange Wurzelhaare ermöglichte Wasserdurchströmung, welche in den noch kleinen, sich eben ausbildenden Blättern stattfindet, setzt aber hier, und ähnlich mag es sich bei manchen anderen Pflanzen verhalten, vicariirend für die geringere Transpiration der älteren Blätter ein und hiermit mag auch noch eine andere vor der Hand befremdende Thatsache verknüpft sein. Bisher haben wir nämlich gefunden, dass den autotrophen krautigen Gewächsen, im Gegensatz zu den oft „zuckerblätterigen“ Mycotrophen „Stärkeblätter“ eigen sind. Dieser Satz erleidet bei den Saxifragaceen eine beträchtliche Einschränkung. Zwar speichern die Chrysosplenien und nicht wenige Arten der Gattung *Saxifraga* schon nach wenigstündiger Besonnung mehr oder weniger erhebliche Stärkemengen in den Chlorophyllkörnern: *Saxifraga caesia*, *S. umbrosa*, *S. aizoides*, *S. rotundifolia*, *S. cymbalaria*, *S. aspera*. Diesen stärkeblättrigen Saxifrageen stehen nun aber merkwürdigerweise andere gegenüber, bei welchen ich, auch unter den vortheihaftesten Assimilationsbedingungen, niemals Spuren von Stärke im Assimilationsparenchym habe auffinden können. Es sind dies die an nasses oder doch feuchtes Substrat gebundenen *Saxifraga stellaris*, *S. granulata* und die mehr xerophilen *S. aizoon*, *S. cotyledon*, *S. longifolia*.

Crassulaceen und einige andere Succulenten.

Bei den Crassulaceen, welche von allen einheimischen Pflanzen als die am schwächsten transpirirenden angesehen werden, scheint Wurzelverpilzung wider Erwarten selten zu sein. Unverpilzte Wurzeln giebt Schlicht für *Sedum acre* an; ich selbst habe wiederholt vergebens nach Mycorhizen bei *Sedum album*, *S. reflexum*, *S. dasyphyllum*, *S. repens* gesucht; nur bei *S. maximum* fand ich hie und da verpilzte Wurzeln. Bei *Sempervivum tectorum*, *S. montanum* und *S. arachnoideum* erwiesen sich die Wurzeln stets völlig pilzfrei.

Dieses Resultat war mir im ersten Augenblick sehr überraschend, da ich erwartet hatte, in diesen Xerophyten mycotrophe Pflanzen zu finden. Wie andere Succulenten sind die Crassulaceen mit sehr wirksamen Schutzmitteln gegen Austrocknung versehen. Die Cuticula ist für Wasserdampf sehr wenig durchlässig, und die wenig zahlreichen Spaltöffnungen können bei mangelnder Wasserzufuhr hermetisch verschlossen werden. Dank diesen Einrichtungen können diese Gewächse Wochen, ja Monate lang ausharren, ohne das Leben einzubüssen, wobei sie nur allmählich mehr und mehr einschrumpfen.

Diese äusserst zähe Zurückhaltung des Wassers ist geeignet, uns über das wirkliche Wasserbedürfniss derartiger Pflanzen zu täuschen. Solange dieselben sich nämlich in dem erwähnten Zustande befinden. ist in Folge des hermetischen Verschlusses der Stomata die Erwerbung organischer Substanz so gut wie ausgeschlossen. Soll letzterer Process vor sich gehen, was nur bei geöffneten Spaltöffnungen möglich ist, so brauchen die in Rede stehenden Succulenten im Verhältniss zu ihrem trägen Wachsthum und der geringen Menge von organischer Substanz, die sie in einer Vegetationsperiode erzeugen, vielleicht ebensoviel Wasser, als der Durchschnitt der Landpflanzen nöthig hat. Das Studium der Organisation der Blätter dieser Gewächse lässt uns denn auch verschiedene Einrichtungen erkennen, die auf Hebung der Wasserdurchströmung hinzielen.

Unter der Rubrik Xerophyten vereinigt man alle Pflanzen mit ergiebigem Schutz gegen das Vertrocknen, es mag dies auf schwer durchlässiger Cuticula mit gleichzeitig hermetischem Spaltenverschluss oder auf wolligem Haarbesatz der Oberhaut oder auf anderen Structureigenthümlichkeiten beruhen. Bei den Succulenten dürfte es wohl gelingen, verschiedene Typen zu unterscheiden, solche

nämlich, wo die Wasserdampfabgabe der assimilirenden Zellen durch Ansammlung gelöster Kohlehydrate herabgedrückt wird und solche, wo durch Bildung von Stärke die Transpiration Förderung erfährt. Hierher gehören unter anderen die oben erwähnten Crassulaceen, bei welchen noch andere Eigenschaften hervortreten, die für eine grosse Selbstständigkeit in der Nährsalzgewinnung sprechen. Wenn auch bei *Sempervivum* und manchen *Sedum*-Arten (*Sedum acre, S. album, S. reflexum*) Wasserexcretion nicht beobachtet wird, so ist doch die Bewurzelung im Verhältniss zur Oberfläche der Blätter eine relativ grosse und die Behaarung der Wurzeln ebenso dicht als bei manchen stark transpirirenden Pflanzen.

Günstig für die Wasseraufnahme, auch bei unterbleibender Transpiration, ist auch der Umstand, dass das fleischige Blatt ganz erheblicher Volumenveränderungen fähig ist. W. Bennecke[1]) hat in seinen Untersuchungen über „Die Nebenzellen der Spaltöffnungen" durch Messungen festgestellt, dass frisch abgeschnittene Blätter von *Sempervivum tectorum* mit verklebter Schnittfläche sich schon in einer Nacht um 4—5 pCt. in der Längs- wie in der Querrichtung verkürzen. Ueber das Verhalten besonnter Exemplare von *Sempervivum* hat Bennecke nichts mitgetheilt, wohl aber an heissen, sonnigen Maitagen bei im Garten stehendem *Sedum Telephium* während der Mittagsstunden die Blätter bis über 6 pCt. kürzer gefunden, als am Morgen oder am Abend. Es findet also bei diesen „Schrumpfsucculenten" in heissen Tagen eine ziemlich beträchtliche Gestaltveränderung der Blätter statt, welche auf eine, im Verhältniss zur geringen Zahl der Stomata, nicht unerhebliche Transpirationsgrösse schliessen lässt.

Wenn nun auch die im Laboratorium ausgeführten Versuche von Aubert[2]) gezeigt haben, dass bei den succulenten Crassulaceen die Transpiration wohl in Folge des hohen Gehaltes an äpfelsauren Salzen geringer ist als bei anderen nicht succulenten Gewächsen von gleichem Frischgewichte, so treten bei diesen Pflanzen die lange Dauer der Vegetationsthätigkeit und der die Erwärmung begünstigende sonnige Standort compensirend ein. Auch der wechselnde Säuregehalt der Succulenten, der schon so oft Gegenstand von ausführlichen Untersuchungen gewesen ist, verdient

1) Botanische Zeitung 1892, p. 539.

2) Ephrem Aubert. Recherches sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses. Annales des sciences natur. 7. série T. XVI, 1892.

hier erwähnt zu werden. Welcher Nutzen grünen dickfleischigen Assimilationsorganen daraus erwächst, dass während der nächtlichen Lichtentziehung statt Kohlensäure Aepfelsäure gebildet wird, ist eine anerkannte Thatsache. „Für diese Pflanzen, bei denen der Gasaustausch und insbesondere die Gewinnung von Kohlensäure erschwert ist, bietet es ohne Frage Vortheil, wenn während der Nacht möglichst wenig Kohlensäure durch den Athmungsprocesss verloren geht.“ [1]) Auch für den Nährsalzerwerb muss der wechselnde Säuregehalt von Bedeutung sein. Die während der Nacht eintretende Zunahme der Säuren begünstigt die Füllung der Blätter mit Wasser, während die unter dem Einfluss von Licht vor sich gehende Zersetzung der nachtüber erzeugten Säuren, namentlich wenn sie von Stärkeausscheidung begleitet ist, die Wasserdampfabgabe der assimilirenden Zellen an die Intercellularräume fördern muss.

Nach einigen orientirenden Versuchen, die ich allerdings erst im Monat October ausgeführt habe, also in einer Jahreszeit, die für derartige Untersuchungen wenig geeignet ist, scheinen die Stammsucculenten, die man auf Grund ihres Habitus als durchaus analoge Anpassungsformen betrachtet, in Betreff des eben erwähnten Punktes, sich recht verschieden zu verhalten. Während die succulenten Euphorbien, wie *Euphorbia caput medusae*, *E. resinifera*, *E. grandidens*, *E. globosa*, *E. meloformis*, zu den Gewächsen gehören, die auch unter günstigsten Assimilationsbedingungen — helles Sonnenlicht und Kohlensäure-Ueberschuss – keine Stärke zu bilden scheinen [1]), speichern gleichzeitig gewisse Cacteen, z. B. *Opuntia brasiliensis*, *Epiphyllum truncatum*, *Rhipsalis Saglionis*, *R. paradoxa*, *Cereus flagelliformis*, solche in grösseren Mengen in den Chlorophyllkörnern.

Pflanzen mit filzhaarigen Blättern.

Während sich, eigentlich wider Erwarten, herausgestellt hat, dass die Crassulaceen, trotz ihrer zähen Wasserzurückhaltung, höchstens ein geringes Contingent zu den Mycorhizenpflanzen stellen

1) Pfeffer. Pflanzenphysiologie. II. Auflage, Bd. I, p. 390 u. ff.

1) Hierher gehören von nicht succulenten Xerophyten unter anderen auch die Arten der Gattung *Yucca*, welche nach Arthur Meyer (l. c.) „Zuckerblätter“ haben. Diese Pflanzen werden sich in ihrer Heimath höchst wahrscheinlich als mycorhizenführend herausstellen. Bei *Yucca gloriosa* fand ich, wie schon früher erwähnt worden ist, bei Chiavari an der Riviera, entotrophe Mycorhizen.

und viele Cacteen sich wahrscheinlich ähnlich verhalten, so ist bei einer anderen Gruppe von Pflanzen mit auffälligen Schutzmitteln gegen Transpiration die Mycorhizenbildung, wenn nicht allgemein, so doch sehr verbreitet. Fast alle mit einem dichten Filz von Wollhaaren bedeckten Pflanzen bergen Pilze in ihren Wurzeln. Von Compositen erwähne ich *Gnaphalium dioicum*, *G. uliginosum*, die alpinen *G. norvegicum*, *G. supinum*, *G. leontopodium*, die südeuropäische *Cineraria maritima;* von Scrophulariaceen *Verbascum thapsiforme*, *V. lychnitis*, von Labiaten *Stachys germanica*. Vermisst wurde Mycorhizenbildung bisher bloss bei filzhaarigen Caryophyllaceen: *Lychnis flos Jovis* und *Cerastium tomentosum*.

Die genannten Pflanzen, ob mycorhizenführend oder nicht, zeichnen sich, so weit meine Untersuchungen reichen, durch rasch erfolgende Stärkespeicherung aus. Auch in höheren Lagen der Alpen, wo selbst in den Nachmittagsstunden, an für die Assimilation günstigen Tagen, die Blätter zahlreicher unbehaarter Pflanzen in den Chlorophyllkörnern Stärkespeicherung vermissen lassen, ist letztere bei den stark behaarten *Senecio*-, *Gnaphalium*-, *Artemisia*-Arten mehr oder weniger reichlich vorhanden. Dies dürfte wohl dem aus dem Haarfilz erwachsenden Schutz der Schliesszellen der Stomata zu verdanken sein, welche in den windstillen Räumen des Filzes besser vor, zur Verengung des Spaltes führendem, Wasserverlust geschützt sind, als die exponirten Stomata unbehaarter Gewächse.

Caryophyllaceen.

Mycorhizen sind mir bisher bei keiner der untersuchten Caryophyllaceen begegnet. Ich suchte vergebens danach, nicht nur bei dem haarfilzigen, soeben erwähnten *Cerastium tomentosum* und *Lychnis flos Jovis*, sondern auch bei verschiedenen anderen Arten, in der Ebene bei *Malachium aquaticum*, *Stellaria media*, verschiedenen *Cerastium*-Arten, *Spergularia segetalis*, *Holosteum umbellatum*, *Melandryum rubrum*, *Silene nutans*, *S. inflata*, in den Alpen bei *Gipsophila repens*, *Silene rupestris*, *S. acaulis*.

Wenn nach unseren bisherigen Erfahrungen das Fehlen der Mycorhizen bei den aufgezählten Pflanzen, die zur Abtheilung der Alsinoideen gehören, leicht verständlich ist, da *Malachium*, *Stellaria*, *Cerastium*, *Holosteum*, *Spergularia* durch starke Wasserexcretion hervortreten, so verdient dagegen das Verhalten der Sileneen in dieser Hinsicht nähere Erörterung.

Während es Volkens[1]) für wahrscheinlich hält, dass die Sileneen kein Wasser secerniren, gelang es Spanjer[2]), dies bei *Dianthus liburnicus* zu beobachten. In einer vor Kurzem erschienenen Abhandlung giebt von Minden[3]) Wasserausscheidung an für *Silene inflata*, *S. armeria*, *S. fimbriata*, *Dianthus prolifer*, *Lychnis oculata* und *Saponaria cerastioides*. Ich selbst sah sie eintreten an den Kotyledonen der Keimpflänzchen verschiedener Arten: *Gipsophila elegans*, *Dianthus prolifer*, *Cucubalus bacciferus*, *Agrostemma githago*. Bei älteren Pflanzen unterbleibt jedoch nächtliche Wasserausscheidung oder kommt höchstens nur bei abnorm andauernder Unterdrückung der Transpiration zum Vorschein; denn es konnte bei im Garten kultivirten, mit Glasglocken bedeckten Exemplaren von verschiedenen Sileneen *(Lychnis chalcedonica*, *Silene acaulis*, *Cucubalus bacciferus*, *Viscaria vulgaris*, *Saporania officinalis)* auch bei starker Durchfeuchtung des Bodens kein Wasseraustritt auch an den noch jungen Blättern beobachtet werden, so dass also, wenigstens bei adulten Pflanzen derselbe kaum von Bedeutung für die Nährsalzgewinnung sein kann.

Diese Thatsache ist um so auffallender, als die Wurzeln der Sileneen, z. B. *Viscaria vulgaris*, *Githago segetum*, *Saponaria officinalis*, *Silene acaulis*, *Gipsophila repens* mit einem dichten Ueberzug langer Wurzelhaare bedeckt sind. Die Lösung des Widerspruchs ergiebt sich aus der Betrachtung der Beschaffenheit der Stengel, welche bei den Sileneen an den Knoten mehr oder weniger stark angeschwollen sind. In diesen Knoten besitzen die genannten Pflanzen Wasserreservoire, in welchen bei herabgesetzter Transpiration nicht unerhebliche Mengen von Wasser gespeichert werden können, die tagüber bei starker Transpiration in Dampfform von den Blättern entweichen, eine Einrichtung, die besonders für die an trockenen Standorten vorkommenden Arten von Bedeutung sein muss. Es schwankt daher auch bei diesen Pflanzen der Wassergehalt der einzelnen Sprosse innerhalb weiter Grenzen. So wog zum Beispiel ein Zweig eines Exemplares von *Dianthus caryophyllus*, welcher vor einem sonnigen, nach Süden gelegenen

---

1) G. Volkens. Ueber die Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrbuch des bot. Gartens zu Berlin. Bd. II, 1883.

2) O. Spanjer. Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefässpflanzen. Bot. Zeitung 1898, H. III, IV.

3) Max von Minden. Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntniss Wasser-secernirender Organe. Bibliotheca botanica 1899.

Fenster stand und mehrere Tage nicht begossen worden war, gleich nach der Abtrennung 1,902 g. Die Knoten des Zweiges waren stark erschlafft, die Blätter zeigten jedoch noch keine Spur von Beschädigung. Nachdem die Schnittfläche des mit einer Glasglocke bedeckten Stengels 6 Stunden lang in Wasser getaucht hatte, war die Turgescenz der Knoten wieder vollständig hergestellt und das Ganze wog 2,272 g. Nach 24sündiger Saugung war das Gewicht noch weiter bis auf 2,710 g gestiegen, hatte also um mehr als 24 pCt. zugenommen.

Mit den früher besprochenen Crassulaceen theilen nicht nur die Alsineen, sondern auch die Sileneen die Eigenschaft, beim Assimilationsprocess bald Stärke in den Chlorophyllkörnern abzulagern. Als Beispiele kann ich anführen: *Silene inflata*, *Silene acaulis*, *Saponaria officinalis*, *Viscaria vulgaris*, *Cucubalus bacciferus*, *Dianthus barbatus*, *D. caryophyllus.*

Papilionaceen.

Das Verhalten der Papilionaceen in Bezug auf das Vorhandensein oder Fehlen von Mycorhizen verdient eine nähere Untersuchung, weil es geeignet ist, uns Winke zu geben, nach welcher Richtung die Bedeutung der Mycorhizen bei der Ernährung der mycotrophen Pflanzen zu suchen sein wird. Da die Papilionaceen durch die bekannte Symbiose, die ihren Sitz in den Knöllchen hat, befähigt sind, den freien Stickstoff zu verwerthen, so ist es von Interesse zu wissen, ob neben dieser, wie es scheint, allen Papilionaceen eigenen Symbiose Mycorhizenbildung in grösserer Verbreitung zu finden ist.

Schlicht erwähnt das Vorkommen von Mycorhizen bei folgenden Schmetterlingsblüthern: *Lotus corniculatus*, *Trifolium repens*, *Tr. pratense* und *Melilotus vulgaris.* Ich selbst fand neben den Knöllchen durchaus charakteristische entotrophe Mycorhizen auf humusreichem Boden in Thüringen bei *Anthyllis vulneraria*, *Orobus vernus*, *Onobrychis sativa*, *Genista tinctoria*, *Robinia pseudoacacia;* an der Riviera und in der Umgegend von Arco bei *Coronilla emerus*, *Cytisus laburnum*, *C. purpureus*, *Ulex europaeus*, *Spartium junceum*, wie auch bei der Caesalpiniacee *Cercis siliquastrum.*

Es findet sich also Mycorhizenbildung bei einer nicht geringen Zahl von Arten, die ohne Zweifel noch leicht vermehrt werden

könnte. Wenn nun auch aus dem gleichzeitigen Vorhandensein von Bactrotrophie und Mycotrophie bei einem und demselben Gewächs noch nicht geschlossen werden darf, dass die Bedeutung beider Symbiosen für die Gefässpflanze eine verschiedene sei, so gewinnt doch letztere Vermuthung an Wahrscheinlichkeit, da kaum anzunehmen ist, dass von denselben Pflanzen zwei so merkwürdige, in ihrem Endresultat gleichwerthige Einrichtungen im Kampf ums Dasein erworben sein sollten. Auch für die Papilionaceen scheint uns die Annahme am nächsten zu liegen, dass es bei der Mycorhizensymbiose auf den Gewinn der Nährsalze oder deren Verarbeitungsproducte durch Vermittelung der Pilze ankomme.

Die Abhängigkeit der Papilionaceen von den symbiontischen Pilzen dürfte sich in vielen Fällen wohl als eine relativ geringe herausstellen, gehören ja doch dieselben, obwohl der grossen Mehrzahl der Arten Wasserausscheidungsorgane abgehen, zu den stärker transpirirenden Pflanzen. Die Abgabe des Wasserdampfs wird, wie ich in einer früheren Abhandlung[1]) gezeigt zu haben glaube, durch die Fähigkeit der Blätter Variationsbewegungen auszuführen, in nicht geringem Grade gefördert, und in demselben Sinne zu deuten ist auch die Eigenschaft der Spreiten, beim Assimilationsprocess rasch Stärke in den Chlorophyllkörnern zu bilden. Die Wurzelverpilzung wird denn auch häufig genug, zum Beispiel bei *Trifolium*arten, vermisst und dasselbe gilt auch für zahlreiche andere Gewächse, die am Anfang dieser Studie unter den mycorhizenführenden aufgezählt worden sind. Wir denken hier besonders an Ranunculaceen, Umbelliferen, Rosaceen, Compositen, die oft genug nur Spuren von Wurzelverpilzung erkennen lassen. Ich habe diese Pflanzen, die mir für die Beantwortung des Mycorhizenproblems weniger wichtig erscheinen als die extremen Fälle — stete Gegenwart oder völliges Fehlen von Pilzen — nicht eingehender der Untersuchung unterworfen. Trotzdem bei ihnen verschiedene Thatsachen, wie das rasch eintretende Welken, das Vorhandensein von Stärkeblättern, das starke Wurzelwerk und die reichliche Wasserexcretion für eine ergiebige Wasserdurchströmung sprechen, kann doch unter Umständen auch für die facultativ mycotrophen Gewächse die Mithilfe der Pilze von hervorragender Bedeutung sein.

---

1) E. Stahl. Ueber den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Botanische Zeitung 1897, p. 71.

VIII. Holzgewächse.

Es mag vielleicht auffallen, dass die Holzgewächse, welche Frank bei seinen Untersuchungen als Ausgangspunkt gedient haben, hier zuletzt, am Schluss der Gefässpflanzen zur Sprache kommen. Es hat dies seine guten Gründe. Zuerst war es nothwendig, die Gewächse mit relativ einfacherem Bau des Vegetationskörpers durchzunehmen, da dieselben geeigneter sind, einen Einblick zu gewähren in die mit der Gegenwart oder dem Fehlen der Wurzelverpilzung verknüpften anderen Organisationsverhältnisse. Das Vorhandensein eines oft mächtig entwickelten Holzkörpers, in dessen Gefässen (Tracheen und Tracheiden) erhebliche Mengen von Wasser gespeichert werden können, legt die Annahme nahe, dass die Unterschiede zwischen autotrophen und mycotrophen Holzgewächsen in Bezug auf Blattorganisation weniger scharf hervortreten werden als bei der Mehrzahl der krautigen Pflanzen. Nichts desto weniger bietet auch hier der Vergleich Interesse und man darf vielleicht erwarten, dass ein eingehenderes vergleichendes Studium der mycotrophen und nicht mycotrophen Holzgewächse einigen Aufschluss zu geben vermag über manche Verschiedenheiten, nicht nur im anatomischen Bau der Blätter, Hölzer und Rinden, sondern auch des gesammten Aufbaues der Kronen.

Ericaceen.

Die Sträucher und Halbsträucher aus dieser Familie gehören zu denjenigen Gewächsen, bei denen zuerst die allgemeine Verbreitung der Mycorhizen erkannt worden ist. Nach Frank, welchem wir die erste Entdeckung und Beschreibung der hier, wie auch bei den Epacrideen und Empetraceen, eigenartig ausgebildeten Mycorhizen verdanken, nistet sich der entophyte Pilz ausschliesslich in den weiten Epidermirzellen der sehr langen, haardünnen Wurzeln ein. Die Oberhaut entwickelt hier, auch bei den pilzfrei gezogenen Keimlingen, z. B. von *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum nigrum*, nicht ein einziges Wurzelhaar.

Für die geringe Wasserbilanz der Haide und Torf bewohnenden Ericaceen spricht, ausser dem Mangel von Wurzelhaaren, die wenigstens bei älteren Pflanzen oft fehlende Wasserausscheidung. Bei *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, ja selbst bei dem hygrophilen *V. uliginosum* konnte ich, bei frei im Garten stehenden

Exemplaren, auch unter den günstigsten Bedingungen — reichliches Begiessen des Wurzelwerks bei gleichzeitiger Herstellung einer möglichst dampfgesättigten Atmosphäre — morgens früh niemals ausgeschiedene Wassertropfen an den Blättern entdecken. In dampfreicher Atmosphäre gehaltene Keimpflänzchen von *Empetrum* und *Vaccinium myrtillus* scheiden allerdings an den Kotyledonen, wie auch an den darauf folgenden Blättchen, Wassertröpfchen aus und bei *Azalea mollis* kann man, bei Anwendung von Quecksilberdruck, Wasser aus den endständigen Hydathoden austreten sehen. Es geht also die Fähigkeit flüssiges Wasser auszuscheiden den strauchigen Ericaceen nicht gänzlich ab; doch scheint sie, wenigstens bei unseren einheimischen Haidesträuchern und Halbsträuchern, nur eine untergeordnete Rolle bei der Nährsalzgewinnung zu spielen.

Es kann hier, unter Hinweis auf die Zusammenstellung von Warming in dessen „Lehrbuch der oecologischen Pflanzengeographie", verzichtet werden, auf die merkwürdigen Structureigenthümlichkeiten der Blätter mancher torfbewohnenden Ericaceen einzugehen. Besonders wichtig für uns ist die Einsenkung der Spaltöffnungen in windstille Räume, welche diesen Gewächsen die Kohlenstoffassimilation bei gleichzeitig stark vermindertem Wasserverlust ermöglicht.

Das in den „Stärke-" oder „Zuckerblättern" gegebene Kriterium zur Beurtheilung der Transpirationsgrösse, welches bei den zuerst der vergleichenden Behandlung unterworfenen Pflanzen oft so prägnante Resultate ergeben, aber schon bei vielen krautigen Gewächsen versagt hatte, lässt uns hier vollständig im Stich. Alle untersuchten Ericaceen und (ich schicke hier gleich voraus, um nicht nochmals auf diesen Punkt zurückkommen zu müssen) auch die grosse Mehrzahl der daraufhin geprüften Holzgewächse — die mycotrophen, wie die nicht mycotrophen Arten — speichern beim Assimilationsvorgang mehr oder weniger reichlich Stärke in den Chlorophyllkörnern. Meine summarischen Untersuchungen erlauben mir nicht zu entscheiden, ob die mycotrophen Arten dies erst später thun als die autotrophen, ob also bei den ersteren eine stärkere Anhäufung löslicher Kohlehydrate dazu erforderlich ist als bei letzteren.

Während manche obligaten Mycorhizenpflanzen, wie wir früher gesehen haben, der Anzucht aus Samen und der Kultur grosse Schwierigkeiten bereiten, lassen sich die Ericaceen auch ohne

Gegenwart von Wurzelpilzen unschwer kultiviren, und ihre Samen gehen, zwar oft langsam, aber in grossem Procentsatz und sicher ohne Mitwirkung symbiotischer Pilze auf.

Dies gilt wenigstens für die auf ausgekochtem Torf ausgesäten Samen von *Empetrum nigrum* und *Vaccinium myrtillus*, aus welchen ich eine grössere Anzahl gut gedeihender, völlig pilzfreier Pflänzchen erhielt, von denen eine Anzahl Vaccinien zu vergleichenden, im Monat Mai begonnenen Kulturversuchen benutzt wurden. Als Substrat dienten gleich grosse, in Glasbehältern untergebrachte Mengen von Haideerde, die kurz zuvor einem mit *Calluna* und *Vaccinium* bewachsenem Kiefernwaldboden entnommen worden war. Die einen Keimlinge wurden in die unveränderte Erde pikirt, andere in vorher der Siedehitze ausgesetzte Erde, eine dritte Gruppe endlich in solche, die zwei Tage läng mit Aetherdämpfen behandelt worden war. Auf dem durch Erhitzen sterilisirten Substrat entwickelten sich, was bei dem offenen Stand der Kulturen nicht zu vermeiden war, mächtige Schimmelbildungen, durch welche das Gedeihen der Versuchspflänzchen anfangs beeinträchtigt wurde; einige gingen nach wenigen Tagen zu Grunde und wurden durch andere ersetzt. Bald entwickelten sich alle Pflänzchen durchaus normal und übertrafen nach einigen Wochen die in frische Haideerde gesetzten Exemplare. In noch höherem Grade gilt dies von den in mit Aetherdämpfen behandelter Erde stehenden Versuchsobjecten, die sich am kräftigsten entwickelten. Schimmelbildung blieb hier aus, desgleichen die Entwicklung von Moosprotonemen, unter deren Concurrenz die in nicht sterilisirte Erde gepflanzten sichtlich zu leiden hatten.

Ende October wurde die Untersuchung der Wurzeln vorgenommen. Hierbei stellte sich heraus, dass die Exemplare, deren Wurzeln sich in dem der Siedehitze bezw. Aetherdämpfen ausgesetzten Substrat ausgebreitet hatten, völlig pilzfrei waren. Bei den in nicht sterilisirtem Substrat wurzelnden Pflänzchen waren dagegen die für die Ericaceen charakteristischen Mycorhizen in schönster Weise zur Ausbildung gelangt.

Aus diesen Versuchen geht einstweilen hervor, dass die Heidelbeere, unter künstlichen Versuchsbedingungen, auch ohne Mitwirkung der symbiontischen Pilze zu gedeihen vermag, womit allerdings nicht gesagt sein soll, dass sie der Pilzsymbiose unter den in der freien Natur gebotenen Bedingungen ebenfalls entbehren könne. Die auf unsterilisirtem Boden unvermeidliche Entwicklung von Moosprotonemen und Algen, unter deren Concurrenz die Versuchsobjecte zu leiden

haben, lehrt ausserdem, dass klare Resultate auf diese Weise nicht gewonnen werden können. Es wird vielmehr nothwendig sein, stets gleichmässig sterilisirte Erde zu benutzen und als Versuchsobjecte einerseits pilzfreie, andererseits pilzführende Pflänzchen zu verwenden, um so ein Material zu gewinnen, welches bis auf die vorhandene oder fehlende Wurzelverpilzung möglichst gleiche Bedingungen findet. Bei derartiger Herrichtung wird sich denn auch der Einfluss der Concurrenz um die Nährsalze, welche die Versuchsobjecte mit anderen Pflanzen zu bestehen haben, durch zweckentsprechende Versuchsanstellung — Freihaltung des Substrats von anderen Gewächsen einerseits, Gewährenlassen von Concurrenten andererseits — feststellen lassen.

Coniferen.

Wurzelverpilzung ist (vergl. p. 547) bei allen einheimischen Coniferen nachgewiesen worden. Die Abietineen haben ectotrophe, *Taxus* entotrophe Mycorhizen, und bei *Juniperus* finden sich beiderlei Arten der Verpilzung.

Von den Merkmalen, die wir bei den obligat mycotrophen krautigen Gefässpflanzen oft wiederkehren sahen, ist, zunächst für die Coniferen, der Mangel von besonderen Wasserausscheidungsorganen hervorzuheben.

Wurzelhaare, welche nach der Angabe früherer Forscher nur bei wenigen Coniferen vorkommen sollen, sind dagegen nach v. Tubeuf (l. c. p. 37 u. ff.) bei diesen Pflanzen sehr verbreitet, und hält es dieser Forscher nicht für ausgeschlossen, dass sie auch noch bei *Cryptomeria*, *Wellingtonia*, *Thuja* und anderen Cupressineen, bei welchen es ihm bisher nicht gelungen ist, dieselben nachzuweisen, gefunden werden möchten. Bei den Abietineen sind die Wurzelhaare sehr lange Fäden, die erst in ziemlicher Entfernung von der Wurzelspitze gebildet werden. Unter den Taxineen besitzt Ginkgo ebenfalls sehr lange, dünnwandige Haare, während dieselben bei *Taxus* in geringerer Anzahl auftreten [illegible] [illegible] kürzer und steifer und mit warzigen Erhöhungen versehen sind.

Während Frank den Wurzelhaaren der Coniferen, wie [illegible] [illegible], die Fähigkeit bestreitet ihre Träger genügend [illegible] zu können und behauptet, dass diese zu Grunde gehen, wenn sie nicht durch Pilze ernährt werden, spricht sich v. Tubeuf

dahin aus, dass die Funktion der Wurzelhaare bei den Coniferen dieselbe sei wie bei allen Wurzelhaaren, nämlich die Oberfläche derjenigen Wurzeltheile zu vergrössern, welche Wasser und Nährstoffe aufnehmen.

Wir glauben dass zwischen diesen beiden Extremen sich recht gut vermitteln lässt: die Coniferen sind eben facultative Mycorhizenpflanzen, die unter gewissen Bedingungen, nämlich auf humusarmem Boden die Pilzunterstützung entbehren können, während auf humusreichem, trockenerem Substrate die Abhängigkeit von den Pilzen unter Umständen so weit gehen mag, dass von einer selbstständigen Ernährungsfähigkeit nicht mehr die Rede sein kann. Auf Grund unserer an krautigen Gewächsen gewonnenen Erfahrungen sind wir geneigt anzunehmen, dass bei den Coniferen das Bedürfniss nach Unterstützung durch Pilze am stärksten sein dürfte bei den Arten mit geringer Wasserbilanz.

Durch die werthvollen Untersuchungen v. Höhnels[1]) sind wir über die Transpirationsgrösse der in forstlicher Beziehung wichtigen Nadelhölzer genau unterrichtet. Bei den immergrünen Coniferen ist dieselbe erheblich, bis um das Zehnfache, geringer als bei den laubwerfenden Laubhölzern, denen in dieser Hinsicht nur die nadelwerfende Lärche gleich steht. Für *Juniperus communis* und *Taxus baccata* liegen genauere Beobachtungen nicht vor, bei letzterer Art weist aber schon die weichere Blattconsistenz auf einen grösseren Wasserbedarf hin, als bei den anderen immergrünen Arten. Unter diesen würden dann wiederum die Arten mit geringerer Bewurzelungskraft enger an die Mithilfe von Pilzen gebunden sein. Von Bedeutung in dieser Frage sind die von Nobbe[2]) für drei unserer wichtigsten Nadelhölzer angestellten Messungen des Wurzelzystems vom Keimlingen, die ihre Wurzeln unter absolut gleichen Wachsthumsbedingungen in gedüngtem Sande gebildet hatten. „Sechs Monate nach der Aussaat besass die Kiefer *(P. sylvestris)* 3135 Wurzelfasern in einer Gesammtlänge von 12 m, die Fichte *(Picea excelsa)* 253 Fasern von zusammen 2 m, und die Tanne *(Abies pectinata)* 134 Fasern von 1 m Gesammtlänge. Die Oberfläche sämmtlicher Wurzelfasern (unter Berücksichtigung der Mittelstärke

1) F. v. Höhnel. Ueber das Wasserbedürfniss der Wälder. Centralblatt für das gesammte Forstwesen h. v. Seckendorff. Bd. X. Wien 1884.

2) F. Nobbe. Tharander forstl. Jahrb. 1875; vgl. die dieser Arbeit entlehnten Abbildungen in Döbner-Nobbe. Botanik für Forstmänner Berlin 1882 p. 180.

der Fasern jeder Ordnung) betrug bei *P. sylvestris* 20513 qmm, bei *Picea vulgaris* 4153, bei *Abies pectinata* 2452 qmm." Aus der so verschiedenen Wurzelentwickelung finden, wie Nobbe treffend bemerkt, manche Erscheinungen der Forstpraxis ihre richtige Deutung. Wenn z. B. die Kiefer auf sterilem Sandboden, welcher der Tanne und Fichte nicht zusagt, freudig gedeiht, so erklärt sich dies nicht aus irgend einer „Genügsamkeit" der Kiefer, sondern daraus, dass deren Hauptwurzel schon im ersten Jahre nahezu einen Meter tief in den Sandboden einzudringen vermag, die Fichte und Tanne unter absolut gleichen Versuchsbedingungen nur 1/3 Meter.

Mit dieser verschiedenen Bewurzelungsgrösse stimmen nun die v. Höhnel'schen Resultate über die Transpirationsgrösse, wobei der Wasserverlust auf das Trockengewicht der Blattorgane bezogen wurde, keineswegs überein. Bei seinen Versuchen fand er allerdings, dass die Tanne weniger verdunstet als die beiden anderen Arten, unter denen aber die Fichte die Kiefer constant übertrifft. Es darf jedoch nicht vergessen werden, dass die v. Höhnel'schen Vergleichsobjecte sich unter möglichst gleichen Bedingungen der Beleuchtung, der Feuchtigkeit von Luft und Substrat befanden, während für unsere Fragestellung gerade die in der Natur gegebenen Unterschiede besondere Berücksichtigung verdienen.

Die Kiefer, als ausgesprochene Lichtpflanze, deren sämmtliche Nadeln reichlich diffuses Licht geniessen und oft genug direct besonnt werden, wird schon dadurch in ihrem Transpirationsgeschäft in hohem Maasse gefördert; erwägen wir ferner, dass der lichte Stand der Bäume grössere Lufttrockenheit und eine beträchtliche Erwärmung des Bodens zulässt, und ausserdem das Eindringen der die Wasseraufnahme begünstigenden Wärme in den wenig beschatteten Boden durch dessen meist lockere, sandige Beschaffenheit wesentlich unterstützt wird, so werden wir kaum fehl gehen in der Annahme, dass an dem natürlichen Standort die Kiefernnadeln von verhältnissmässig reichlicheren Wassermengen durchströmt werden, als man dies gewöhnlich anzunehmen geneigt ist. Der Umstand, dass bei ungünstiger Wasserversorgung die Kiefer durch festen Verschluss der Stomata die Wasserdampfabgabe auf ein Minimum herabzusetzen vermag, spricht durchaus nicht gegen das Gesagte.

Im Gegensatz zur Kiefer ist die Fichte eine schattenertragende Pflanze, die gegen Hitze und Trockenheit in hohem Grade empfindlich

ist [1]). Die Weisstanne endlich fordert einen ziemlich hohen Feuchtigkeitsgrad der Atmosphäre und gemässigte Temperatur. Sie verlangt einen tiefgründigeren und humusreicheren Boden als die Fichte. Die gegen Hitze und Dürre besonders empfindliche junge Pflanze vermag, wie bekannt, auch bei starker Beschattung jahrelang, wenn auch kümmerlich, auszuharren.

An ihren natürlichen Standorten, die für uns allein in Betracht kommen, treten, im Gegensatz zur Kiefer, bei der Fichte und noch mehr bei der Tanne, die die Transpiration begünstigenden Momente ganz wesentlich zurück: die Wasserdurchströmung der Blätter, wenn auch deren Bau an und für sich unter gleichen Verhältnissen eine stärkere Verdunstung bedingte, wird eine wesentlich geringere sein als bei der Kiefer.

Auf Grund der mitgetheilten Thatsachen und Erwägungen liesse sich folgende, durch weitere Untersuchungen und Experimente zu prüfende Prognose über die Mitwirkung von Pilzen bei der Ernährung der drei genannten Baumarten aufstellen: am leichtesten vermag, immer unter natürlichen Verhältnissen, die Kiefer, am schwersten die Tanne der Pilzunterstützung zu entrathen, während die Fichte voraussichtlich zwischen beiden, aber näher der Tanne, rangieren würde. Die Lärche endlich wird bei ihrer bedeutenden, derjenigen mancher Laubhölzer gleichkommenden Verdunstungsgrösse und in Folge ihres sonnigen Standes, vielleicht noch mehr als die Kiefer, sich unabhängig von Pilzen ernähren können, wenn nicht etwa der humusreichere Boden dem entgegenwirkt.

Das bisher über die Verbreitung der Mycorhizen bei genannten Bäumen Bekannte widerspricht keineswegs den hier vorgetragenen Vermuthungen.

So geht aus den Untersuchungen von Frank [2]) hervor, dass in der Mark Brandenburg auf hellem, pflanzen- und humuslosen Flugsande, die Wurzeln vereinzelt stehender Kiefern fast völlig mycorhizenfrei sind, also von den Pilzen kaum eine in Betracht kommende Unterstützung erhalten. Andererseits hat allerdings Frank [3]) durch vergleichende Kulturversuche festgestellt, dass die

1) Ueber die Ansprüche dieser und anderer Bäume vergleiche z. B. Nobbe, Forstbotanik p. 441 und Hempel und Wilhelm. Die Bäume und Sträucher des Waldes. Wien 1889.

2) B. Frank. Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhiza. Berichte d. deutschen bot. Ges. 1888 p. 254.

3) B. Frank. Die Bedeutung der Mycorhizapilze für die gemeine Kiefer (Forstwissenschaftliches Centralblatt 1894), nach Bot. Centralblatt 1895.

Kiefer auf einem normalen guten Kiefernboden nicht zur normalen Entwicklung kommt, wenn ihre natürlichen Wurzelpilze fehlen und dadurch die Bildung von Mycorhizen verhindert ist, während sie auf demselben Boden und unter sonst gleichen Verhältnissen kräftig ernährt wird, wenn ihre Wurzeln verpilzt sind. Die Lösung dieses auffallenden Widerspruchs zwischen den Kulturergebnissen und den in der freien Natur beobachteten Thatsachen wollen wir in einem anderen Abschnitte zu geben versuchen, vorläufig wollen wir bloss bemerken, dass, wenn die Kiefer auf Flugsand ohne Wurzelpilze gedeihen kann, während sie es auf humusreichem, „normalem, gutem Kiefernboden“ nicht vermag, mit dem Vorhandensein von Humus ein die selbstständige Ernährung der Kiefer beeinträchtigender Factor verknüpft sein muss.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur Frage nach dem Grade der Abhängigkeit von der Pilzsymbiose bei unseren drei Nadelhölzern zurück, so ist in Betreff von Fichte und Tanne zu bemerken, dass, im Gegensatz zur Kiefer, ihre Samen im Naturzustande wohl selten auf humusarmem Substrat, in der Regel dagegen auf humusreichem Waldboden zur Keimung gelangen. In dem bekannten grossartigen Urwald am Kubany im Böhmerwald sucht man, wie Goeppert [1]) bemerkt, am Waldboden selbst fast vergebens nach Fichten- und Tannenkeimpflanzen, die hier wohl rasch unterdrückt werden, während dieselben oft in geschlossenen Längsreihen auf den vermodernden, wirr durcheinander am Boden umher liegenden Baumleichen anzutreffen sind. [2]) Aehnliches wie in Böhmen habe ich auch stellenweise am Feldberg, im Schwarzwald, und in anderen, noch wenig durch Kultur veränderten Waldgebietstrecken angetroffen. Hier geht also die Keimung der Samen vor sich unter Bedingungen, die zur Mycorhizenbildung äusserst günstig sind. Man findet denn auch schon an ein- oder zweijährigen Keimlingen, die ihre Wurzeln im Mulm von Baumstümpfen oder auch nur in dem humusreichen Waldboden ausgebreitet haben, oft sämmtliche Seitenwurzeln zu Mycorhizen umgebildet. Auf humusarmem Substrat, zum Beispiel an sonnigen Waldrändern, ist dagegen bei gleichaltrigen Pflanzen die Wurzelverpilzung auch bei Tanne und Fichte

1) H. R. Goeppert. Skizzen zur Kenntniss der Urwälder Schlesiens und Böhmens. Nova Acta d. Leopoldin Akad. d. Wiss. 1868.

2) Vgl. das von Goeppert entlehnte Bild p. 608 in Schimper's Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

weniger allgemein. Doch darf nicht vergessen werden, dass im Urzustande derartige Oertlichkeiten nur ausnahmsweise vorkommen konnten, so dass die Keimlinge schon von Anfang an auf Mycotrophie angewiesen waren.

IX. Laubhölzer.

Zu den regelmässig mycorhizenführenden Bäumen gehören (vgl. p. 547) vor allem die Cupuliferen *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Quercus pedunculata* und *sessiliflora*, unsere drei *Acer*-Arten, *Populus tremula*. Schon weniger häufig ist die Verpilzung bei *Tilia*, *Platanus*, *Ulmus*, *Betula verrucosa*, und in noch höherem Grade bei *Fraxinus excelsior*, *Populus nigra*, *Robinia pseudoaccacia* und verschiedenen Arten der Gattung *Salix*, bei welchen man oft vergebens nach Mycorhizen sucht. Vollständig vermisst habe ich bisher die Wurzelverpilzung bei *Salix purpurea*, *S. triandra*, sie dagegen gefunden bei *S. aurita*, *S. capraea*. Frank fand in verschiedenem Grade verpilzt die beiden oben erwähnten Arten, wie auch *S. viminalis*. Ausserdem giebt er Verpilzung an für die Wurzeln der alpinen Arten *S. retusa* und *S. reticulata*. Vollständig mycorhizenfrei erwiesen sich mir nach wiederholter Untersuchung *Sambucus nigra*, *Ribes petraeum*, *Lonicera alpigena*, *Alnus viridis*, *Rhamnus saxatilis*, *Tamarix africana*, die ich alle an ihren heimathlichen Standorten untersucht habe, und ausserdem folgende bei uns eingeführte Bäume: *Liriodendron tulipifera*, *Ailanthus glandulosa*, *Juglans regia*, *Rhus typhina*, auch wenn die Wurzeln in humusreichem Waldboden ausgebreitet waren.

Durch die schon erwähnten Untersuchungen v. Höhnel's sind wir über die relative Transpirationsgrösse einiger der hier aufgezählten Laubbäume genauer unterrichtet. v. Höhnel schliesst aus seinen Versuchen, „dass Esche (*Fraxinus*) und Birke (*Betula*), auf das Laubtrockengewicht bezogen, am stärksten transpiriren, sich an diese Buche (*Fagus*) und Haine (*Carpinus*) schliessen, hierauf die Ulmen und endlich Ahorn (*Acer*) und Eiche (*Quercus*) kommen.“

Vergleichen wir diese Stufenleiter mit der obigen Aufstellung, so gewahren wir, dass die beiden Bäume, die zu oberst in der Liste stehen, die Esche und die Birke, zu denjenigen gehören, die

nur gelegentlich Wurzelverpilzung zeigen, während bei den übrigen Arten dieselbe sich in der Regel vorfindet.

Die bisher mycorhizenfrei gefundenen Holzgewächse, *Salix purpurea*, *S. triandra*, *Sambucus nigra*, ferner *Liriodendron*, *Ailanthus*, *Juglans*, welche v. Höhnel bei seinen Versuchen nicht berücksichtigt hat, würden sicher zum Theil mit *Fraxinus* und *Betula*, zum Theil noch vor diesen Bäumen eingereiht werden müssen. Ich erinnere hier nur an das rasche Vertrocknen abgeschnittener Weidenzweige, an das frühzeitige Welken abgetrennter Blätter von *Ailanthus*, *Juglans*, *Rhus*, *Sambucus*, welche Thatsachen schon hinreichend deren grosses Wasserbedürfniss veranschaulichen. Von *Sambucus nigra* sagt Areschoug [1]), dass er „kaum bei irgend einer anderen höheren Pflanze das ganze Assimilationsgewebe so vollständig für eine starke Transpiration geeignet gefunden habe, wie bei dieser. Diese Anpassung verräth sich in dem Streben, einer jeden Zelle sowohl des Schwammparenchyms wie des Palissadenparenchyms so zahlreiche und grosse Transpirationsflächen zu bereiten, wie es mit der Ausübung der sonstigen Functionen, welche diesen Geweben zugetheilt sind, nur irgendwie vereinbar ist."

Vorhandensein oder Fehlen von Wasserexcretion leisten zwar bei den Holzpflanzen nicht denselben Dienst, wie so oft bei den krautigen Gewächsen, bei der Beurtheilung des Wasserbedarfs; doch ist auch hier der Vergleich der mycorhizenfreien oder doch nur gelegentlich mycorhizenführenden Arten mit denjenigen, die immer mehr oder weniger reichliche Wurzelverpilzung zeigen, von Interesse. Da junge eingewurzelte Pflanzen nicht von allen Arten zur Verfügung standen, so musste mit abgetrennten, frisch beblätterten Zweigen operirt werden, durch welche vermittelst Quecksilberdruck Wasser hindurch gepresst wurde. In ähnlicher Weise verfuhr auch Spanjer (l. c.), dessen Untersuchungsresultate ich hier zunächst anführe.

Nach den anatomischen Eigenschaften und dem denselben entsprechenden physiologischen Verhalten unterscheidet Spanjer dreierlei Fälle:

I. Die Blattzähne entbehren der Wasserspalten, scheiden kein Wasser aus und erleiden Infiltration: *Aesculus hippocastanum*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Virgilia lutea*. II. Die Blattzähne

1) Areschoug. Ueber die physiologischen Leistungen und die Entwickelung des Grundgewebes des Blattes. Kongl. fysiografiska sällskapets i Lund Handlingar 1897.

tragen Wasserspalten, scheiden kein oder nur an einem Theil der Zähne Wasser aus. Das Mesophyll wird mehr oder weniger infiltriert: *Ulmus campestris*, *Carpinus betulus*. III. Die Blattzähne besitzen Wasserspalten und scheiden Wasser aus, ohne dass das Mesophyll infiltrirt wird: *Pterocarya caucasica*, *Hamamelis virginica*.

Die eigenen Untersuchungen, die bloss auf das Fehlen oder Vorhandensein von Wasserausscheidung gerichtet waren und bei welchen ich durch Herrn stud. Schander unterstützt wurde, ergaben folgende Resultate:

Keine Spur von Ausscheidung bei *Fagus*, *Carpinus*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Castanea vesca*, *Tilia ulmifolia*, *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus aucuparia*, *Pirus communis*, *Aesculus hippocastanum*, *Liriodendron tulipifera*, Zitterblätter von *Populus tremula*, *P. nigra*.

Mehr oder weniger reichliche Ausscheidung bei *Salix purpurea*, *S. triandra*, *S. capraea*, *Platanus orientalis*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Vitis vinifera*, *Ribes petraeum*, *Tamarix africana*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus montana*.

Aus der mitgetheilten Aufstellung geht zunächst hervor, dass mit Ausnahme von *Carpinus*, wo die Secretion nur an einem Theile der Blattzähne vor sich geht, die Bäume, welche in der Regel verpilzte Wurzeln haben, die Fähigkeit flüssiges Wasser auszuscheiden entbehren, während bei den Arten mit Wassserexcretion die Verpilzung der Wurzeln weniger häufig auftritt oder vollständig fehlt.

Bemerkenswerthe, aber begreifliche Ausnahmen bilden unter anderen *Liriodendron* und *Populus nigra*, beides Bäume mit lichter, die Transpiration begünstigenden Kronenbeschaffenheit.

Das Lichtbedürfniss der Laubbäume ist ein sehr verschiedenes, und „die Beobachtung, dass einzelne Baumarten im frühen Lebensalter reichliche und lange andauernde Beschattung zu ertragen vermögen, sowie, dass sich bestimmte Baumarten im höheren Alter licht stellen, während andere dicht geschlossene Bestände bilden, hat schon lange die Unterscheidung in Licht- und Schattenhölzer herbeigeführt und die Annahme veranlasst, dass die Belichtung entscheidend für die Entwickelung der Bäume sei. Dem gegenüber ist nun festzuhalten, dass alle Baumarten sich auf besseren Böden geschlossener halten, als auf geringeren. Das Maass des Lichteinfalls ist in unseren Gebieten ein sehr einheitliches und nur von der Neigung und Richtung der Flächen abhängig. Würde die

Belichtung maassgebend sein, so müssten sich die Lichtholzarten auch auf den verschiedenen Bodenarten gleichmässig licht stellen. Es geschieht dies aber nicht. Schon hieraus ist ohne Weiteres zu schliessen, dass andere Einwirkungen, sowohl individuelle Veranlagung, wie auch namentlich die Deckung des Bedarfes an Wasser und Mineralstoffen von grösserer Bedeutung sind, als die des Lichteinfalles."

In diesen wörtlich wiedergegebenen Ausführungen von Ramann[1]) kommt ein richtiger Gesichtspunkt zum Ausdruck, der jedoch einer etwas anderen Formulirung bedarf. Ramann denkt offenbar, wenn er von Belichtung spricht, bloss an die chemische Arbeit des Lichtes beim Process der Kohlenstoff-Assimilation und nicht an den Einfluss der Bestrahlung auf die Transpiration des Blattwerks. Diese Wirkung des Lichtes muss man aber vor Allem im Auge behalten, wenn man das so verschiedene Lichtbedürfniss unserer Holzgewächse, wie auch der krautigen Pflanzen, begreifen will.

Die höhere Lichtstimmung „lichtbedürftiger" Bäume äussert sich nicht nur darin, dass sie den Schatten anderer Bäume nicht ertragen, sondern auch in dem lichteren Aufbau ihrer Kronen, welche sie derart ausgestalten, dass das Licht relativ wenig geschwächt in das Innere einzudringen vermag. Wie die Regulierung des Lichtgenusses, sowohl bei „lichtbedürftigen" als bei „schattenertragenden" Bäumen zu Stande kommt, hat in neuerer Zeit Wiesner[2]) in verdienstvollen Arbeiten, deren Bekanntschaft ich hier voraussetze, eingehend erörtert.

Womit mag es nun zusammenhängen, dass bei lichtbedürftigen Bäumen bei abnehmender Beleuchtung, in Folge von fremder oder eigener Beschattung, die Functionsfähigkeit der Blätter früher erlischt als bei schattenertragenden. Man könnte hier zunächst daran denken, dass dies auf der verschieden ausgebildeten Fähigkeit beruhe, das Licht zum Zweck der Kohlenstoffassimilation auszunützen. Dieser Auffassung widersprechen jedoch die Wahrnehmungen, welche Wiesner (II, p. 90), bei Anwendung der Sachs'schen Jodprobe, an Blättern des Inneren der Kronen ver-

1) Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893 p. 299.

2) J. Wiesner. Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiet. (I) Orientirende Versuche über den Einfluss der sogenannten chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprocess der Pflanzen. Sitzungsber. d. k. k. Acad. d. Wiss. zu Wien 1893. (II) Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg, ebendaselbst 1895.

schiedener Baumarten gemacht hat. Bei *Fagus* und anderen dicht belaubten Bäumen fand er, dass die dem Helligkeitsminimum des Innenlichtes ausgesetzten Blätter, also diejenigen, welche sich im Inneren der Krone befinden, nicht oder nur spurenweise assimiliren. Bei *Liriodendron* war dagegen Mittags im Bauminneren Stärke vorhanden, desgleichen bei *Ailanthus*; bei *Betula* endlich konnte Mittags ein deutlicher oder gar grober Unterschied in der Stärkemenge, je nach der Lage des Blattes in der Krone, nicht bemerkt werden. Bei den drei zuletzt genannten Arten, welche zu den „lichtbedürftigen" Bäumen gehören, wird also im Inneren der Krone das Assimilationsminimum nicht erreicht. Es kann also nicht die geschwächte Kohlenstoffassimilation sein, welche die lichte Beschaffenheit der Kronen bedingt, da die Schwächung bei schattenertragenden Bäumen weiter gehen kann, ohne die Existenz der Blätter zu gefährden oder das Austreiben der Knospen zu verhindern. Es muss daher zum Verständniss des verschiedenen Verhaltens noch ein anderes Moment herbeigezogen werden, nämlich das verschieden grosse Transpirationsbedürfniss der Bäume: die Blätter der „lichtbedürftigen" Bäume brauchen zur normalen Verrichtung ihrer Functionen eine reichlichere Wasserdurchströmung als diejenigen der „schattenertragenden".

Von grossem Werth für unsere Fragestellung sind die von Wiesner (II, p. 657) mitgetheilten Angaben über die im Inneren der Baumkronen um die Mittagsstunde auftretenden Minima der Belichtung. So fand er im Juni bei *Buxus sempervirens* das Verhältniss der Gesammtintensität des Innenlichtes zur Gesammtintensität des totalen Tageslichtes gleich 1/108, während es bei *Fraxinus excelsior* gleich 1/5,8 steht. Sehen wir von den Coniferen ab, so lautet die von Wiesner aufgestellte Reihe folgendermassen:

Buxus sempervirens	1/108.
Fagus sylvatica, frei stehender Baum	1/85.
Aesculus hippocastanum, frei stehender Baum .	1/83.
Fagus sylvatica, geschlossener Bestand . . .	1/60.
Aesculus hippocastanum, geschlossener Bestand	1/57.
Acer platanoides, geschlossener Bestand . . .	1/55.
Acer campestre, frei stehender Baum	1/43.
Acer negundo, geschlossener Bestand	1/28.
Quercus pedunculata, geschlossener Bestand .	1/26.
Ailanthus glandulosa, frei stehender Baum . .	1/22.
Populus alba, frei stehender Baum	1/15.

Populus nigra, frei stehender Baum	1/11.
Betula alba, üppig entwickelter Gartenbaum . .	1/9.
Liriodendron tulipifera, einzeln stehender Baum	1/7,5.
Populus monilifera, Baumgruppe	1/6.
Fraxinus excelsior, frei stehender Gartenbaum .	1/5.

Aus einem Vergleich dieser Liste mit den früher mitgetheilten Angaben über die Mycorhizenverbreitung ergiebt sich, dass diejenigen Holzgewächse, bei welchen das Licht im Inneren der Krone relativ weniger geschwächt ist, am ehesten die Unterstützung durch Wurzelpilze entbehren können. Es sind dies die sieben zuletzt aufgezählten Bäume von *Ailanthus* an, deren Wurzeln gänzlich pilzfrei oder doch nur gelegentlich pilzführend gefunden wurden. Von *Quercus* bis zu *Fagus* und *Buxus* finden wir dagegen lauter Pflanzen mit vorherrschender Wurzelverpilzung. Fernere Untersuchungen müssen zeigen, in wie weit unsere Annahme des Parallelismus zwischen Lichtstimmung und Mycotrophie bei den Laubbäumen sich weiter durchführen lässt. Eins scheint aber aus unserer Untersuchung schon hervorzugehen, dass es das verschiedene Transpirationsbedürfniss ist, welches den grossen, von Wiesner genauer festgestellten Unterschieden in der Belichtung des Bauminneren zu Grunde liegt.

Bei den Bäumen mit lichter Belaubung, wobei ausser den von Wiesner herbeigezogenen, besonders noch *Rhus*, *Tamarix*, *Salix*-Arten zu nennen wären, werden auch die im Inneren der Krone stehenden Blätter noch genügend durch die Strahlung erwärmt, um in hinreichendem Maasse transpiriren zu können und so zu den nothwendigen Mengen von Nährsalzen zu gelangen. Bei einem weiteren Herabsinken der Lichtintensität, wie sie im Inneren eines geschlossenen Waldes herrscht, wird dagegen das Licht zwar oft noch hinreichen zur Erzeugung von Kohlehydraten, aber nicht mehr zur Unterhaltung einer genügenden Wasserdurchströmung des Blattes. Ein derartig situirtes Blatt braucht desshalb noch nicht etwa zu vertrocknen, da es ja durch den Standort hiergegen geschützt ist, aber es leidet in Folge ungenügender Zufuhr von Nährsalzen und geht, auch bei noch ausreichender Kohlenstoffassimilation, an Erschöpfung zu Grunde. Verständlich wird ein solches Verhalten, wenn wir, im Anschluss an Wiesner's Untersuchungen[1]), die Zusammensetzung des Waldlichtes in's Auge fassen.

---

1) Photom. Unters. I, p. 307, 312.

Die chemische Intensität des auf die Pflanzen fallenden Sonnenlichtes erfährt, schon in unbelaubten Baum- und Strauchbeständen, eine beträchtliche Abminderung. Im Schatten dichtbelaubter Bäume ist letztere ganz ausserordentlich gross, und hierbei erleiden nicht nur die ultravioletten, sondern auch die sichtbaren blauen Strahlen eine viel beträchtlichere Schwächung als die rothen und orangegelben.

Am wirksamsten bei der Transpiration grüner Pflanzentheile sind nun aber, wie Wiesner[1]) in einer älteren Abhandlung gezeigt hat, von dem leuchtenden Theil des Sonnenspectrums die blauen und violetten Strahlen, am wenigsten die grünen, die ja bekanntlich durch das Chlorophyll am wenigsten absorbirt werden. Gerade die für die Transpiration wichtigsten Strahlen sind es also, die im Inneren der Baumkronen, im geschlossenen Waldbestande, die stärkste Schwächung erfahren, ein Umstand, der für sich allein schon eine Herabminderung der Wasserdampfabgabe zur Folge haben muss.

Selbstverständlich kommen, ausser der Verschiedenheit der Belichtung, noch andere Factoren in Betracht — Temperatur, Feuchtigkeit, Bewegung der Luft —, welche die Verdunstungsgrösse der schwach belichteten Blätter beeinflussen. Bei einer dichtlaubigen Buche oder Hainbuche sind daher die Blätter des Kroneninneren ganz anderen Transpirationsbedingungen ausgesetzt als diejenigen einer Weide oder Pappel. Wenn nun die Blätter der auf höhere Lichtintensitäten gestimmten Holzgewächse bei herabgeminderter Lichtstärke früher die Grenze ihrer Existenzfähigkeit finden, so hängt dies wohl in erster Linie mit ihrem verschiedenen Transpirationsbedürfniss zusammen. Dieser Zustand tritt nun früher ein bei den Holzgewächsen, die auf selbstständigen Erwerb der Nährsalze vermittelst ihrer Wurzeln angewiesen sind, als bei den Arten, welche sich die Mithilfe von Pilzen zu sichern verstehen und damit im Zusammenhang einer geringeren Wasserdurchströmung bedürfen.

---

1) J. Wiesner, Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Sitzungsberichte der k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 74, 1876.

X. Der Kampf um die Nährsalze.

Aus unseren vergleichenden Betrachtungen hat sich ergeben, dass Mycorhizenbildung besonders häufig angetroffen wird bei Pflanzen mit relativ geringer Wasserbilanz, dagegen fehlt oder doch wenigstens fehlen kann bei Gewächsen mit lebhafter Wasserdurchströmung der Assimilationsorgane. Hieraus ergiebt sich, dass an die Gegenwart des Pilzes eine Leistung geknüpft sein muss, durch welche der Nachtheil der geringeren Wasserdurchströmung in irgend einer noch näher festzustellenden Weise ausgeglichen wird. Man wird sich nun fragen müssen, wie es kommt, dass besonders auf humusreichem Substrat, in welchem doch die Nährsalze günstige Absorptionsbedingungen finden, die uns beschäftigende Symbiose so grosse Verbreitung zeigt. Dies ist meines Erachtens die Kernfrage des ganzen Mycorhizenproblems. Ihre Beantwortung giebt uns den Schlüssel zum Verständniss der merkwürdigen Einrichtung. Für die mycotrophen Gewächse, welche ihren Entwickelungsgang gänzlich unter Ausschluss des Lichtes durchlaufen (unterirdisch lebende Prothallien von *Lycopodium*- und *Botrychium*-Arten) oder nur zum Blühen und Fruchten über den Waldesboden hervortreten (z. B. *Monotropa*, gewisse holosaprophytische Orchideen), ist die Unentbehrlichkeit des Humus, aus welchem diese Pflanzen sämmtliche organischen Nährstoffe beziehen müssen, ohne Weiteres klar. Wenn nun auch andererseits für die chlorophyllreichen Mycorhizenpflanzen die Möglichkeit nicht bestritten werden kann, dass sie durch Vermittelung der Pilze organische Verbindungen aus dem Humus beziehen, so würde doch dieser Umstand nur von Bedeutung sein können für waldbewohnende oder sonst an schattigen Standorten vorkommende Arten, die unter ungünstigen Assimilationsbedingungen ihr Leben fristen. Unsere vergleichende Untersuchung hat uns aber schon gelehrt, dass nicht wenige exquisite Schattenpflanzen, wie zahlreiche Farne, *Equisetum sylvaticum*, *Dentaria bulbifera*, der Mycorhizen vollständig entbehren, während zahlreiche lichtbedürftige Moor- und Haidepflanzen regelmässig Wurzelverpilzung zeigen, obwohl bei ihnen von geschwächter Kohlenstoff-Assimilation nicht die Rede sein kann.

Diese Erwägung führt uns dahin anzunehmen, dass es bei den chlorophyllreichen Mycorhizenpflanzen nicht auf die Ausnutzung des Humus als Kohlenstoffquelle ankommen kann; es muss vielmehr

der Sinn der Mycorhizenbildung nach einer anderen Seite gesucht werden, wobei gewisse Eigenschaften des humösen Substrates, denen wir unsere Aufmerksamkeit nunmehr zuwenden wollen, von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Bei den Erörterungen des Nutzens der Pilzsymbiose der mycotrophen Gewächse hat man, obwohl auch andere Momente, wie der Bezug von Nährsalzen oder deren Verarbeitungsproducten, berücksichtigt worden sind, die Ausnutzung des Humus mehr oder weniger in den Vordergrund gestellt, und mithin bloss die günstigen Eigenschaften desselben in Betracht gezogen. Da man jedoch hierbei zu einem befriedigenden Verständniss des Sinnes dieser Einrichtung nicht gelangt ist, so lohnt jedenfalls der Versuch von einer ganz anderen Fragestellung auszugehen: ist nicht etwa Mycorhizenbildung auf humusreichem Boden desshalb besonders verbreitet, weil diesem gewisse Eigenschaften zukommen, welche den grünen Pflanzen mit unverpilzten Wurzeln den Kampf ums Dasein erschweren?

Es fragt sich nun, welcher Art die hier supponirten ungünstigen Eigenschaften des humösen Bodens sein mögen, eines Bodens, dem sonst vorwiegend gute Eigenschaften zuerkannt werden. Die Beantwortung dieser Frage können wir nicht besser einleiten als durch Citirung der Worte Frank's (Bot. Ges. 1888, p. 263): „Der Humus erweist sich keineswegs nur als ein Trümmerhaufen einstiger Pflanzentheile in verschiedenen Zuständen der Humificirung, sondern er ist zum Theil eine lebende Masse von zahllosen Pilzfäden, welche ihn nach allen Richtungen durchziehen und oft einen wesentlichen Theil seiner organischen Substanz ausmachen."

Welchen Einfluss müssen nun diese Mycelbildungen auf den Gehalt des Humus an Nährsalzen ausüben? An den Mycelien entstehen früher oder später die Fruchtkörper der Pilze, die, gleichgültig zu welcher Abtheilung sie gehören mögen, durch Erzeugung meist ausserordentlich zahlreicher Sporen ausgezeichnet sind. Die Bildung der Fruchtkörper, besonders aber der Sporen, setzt einen reichen Vorrath von Nährsalzen voraus.

Der Eiweissgehalt der Pilze ist, wie bekannt[1]), ein sehr hoher und soll z. B. bei *Lycoperdon bovista* bis 50 pCt. der Trocken-

1) Vergl. die Zusammenstellung in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. IV, „Die Pilze" von W. Zopf, p. 437 u. 388.

substanz betragen. Aschenanalysen grosser Fruchtkörper von *Boletus*, *Agaricus*, *Tuber*, *Morchella*-Arten haben ferner gezeigt, dass dieselben einen auffallend grossen Gehalt an Kali und Phosphorsäure aufweisen. Es müssen demnach die Pilzmycelien ihrem Substrat ganz erhebliche Mengen jener auch für die Ernährung grüner Pflanzen unentbehrlichen Nährsalze entziehen. Unterstützt werden die Mycelien in der Ausnutzung des Bodens auf die meist nur spärlich vorhandenen Nährstoffe durch eine physiologische Eigenschaft, die es ihnen möglich macht, die nährstoffreicheren Theile des Substrates direct aufzusuchen. Miyoshi[1]) hat für die Hyphen einer Anzahl von Schimmelpilzen aus den Gattungen *Mucor*, *Phycomyces*, *Penicillium*, *Aspergillus*, nachgewiesen, dass sie chemotropisch reizbar sind und durch verschiedene in Wasser gelöste Stoffe, und zwar noch bei sehr geringer Concentration, angelockt werden. Als gute Lockmittel erweisen sich die neutralen Salze der Phosphorsäure und die Ammonverbindungen, unter anderen Ammonnitrat, Ammonphosphat, Kaliumphosphat. Dagegen wirken Kalium- und Calciumnitrat, Chlorkalium, Magnesiumsulfat, auch schon bei geringer Concentration, nur abstossend auf die Hyphen, was zunächst einigermaassen befremdet, da diese Salze einen wichtigen Bestandtheil der gewöhnlichen Kulturflüssigkeiten darstellen und wohl auch in der Natur von Pilzen gern aufgenommen werden. Bedenkt man jedoch, dass die zuletzt genannten, bloss repulsiv wirkenden Salze im Humus entweder nicht oder doch nur schwach absorbirt werden[2]) und in Folge dessen sich gleichmässiger über das Substrat vertheilen müssen, ehe sie mit dem Regenwasser fortgeführt werden, so wird es einigermaassen verständlich, dass bei den Hyphen dieser Pilze, den genannten Salzen gegenüber, bloss die negativ chemotropische Reactionsfähigkeit, welche sie vor der Gefahr zu grosser Concentration zu bewahren im Stande ist, zur Ausbildung gelangt ist, während die Eigenschaft positiv chemotropisch zu reagiren aus dem angegebenen Grunde nicht zur Ausbildung zu kommen brauchte.

Wenn nun auch die von gewissen Nährsalzen ausgehende Anlockung von Pilzfäden bisher nur für wenige Schimmelpilze nachgewiesen ist, so ist doch zu erwarten, dass die Hyphen der humus-

---

1) Manabu Miyoshi, Ueber Chemotropismus der Pilze. Botan. Ztg. 1894, p. 1 u. ff.

2) Vergl. hierüber Pfeffer's Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, p. 148.

bewohnenden Pilze sich in der Hauptsache ähnlich verhalten werden, und dank ihrer chemotropischen Reizbarkeit befähigt sind, auch minimale Nährsalzquellen aufzufinden und auszunützen. Es muss sich also auf humusreichem Substrat und überall, wo im Boden Pilzmycelien geeignete Wachsthumsbedingungen finden, ein heftiger Kampf um die Nährsalze entspinnen, ein Kampf, bei welchem die Pilze nicht nur unter sich, sondern auch, was für unsere Frage vor Allem wichtig ist, mit den selbst unter einander im Wettbewerb stehenden chlorophyllführenden Pflanzen in Concurrenz treten. Den Pilzmycelien gegenüber dürften die grünen Pflanzen schon deshalb im Nachtheil sein, als ihre Wurzeln, so viel wir wenigstens bis jetzt wissen, nicht im Stande sind chemotropische Krümmungen auszuführen und also nicht wie die Mycelien fähig sind, direct auf die nährstoffreichen Partien des Substrats loszuwachsen. Am besten ausgerüstet für den Kampf mit den Pilzen sind von den höheren Pflanzen diejenigen, welche ein tiefgehendes und zugleich reichverzweigtes Wurzelsystem mit zahlreichen langen Wurzelhaaren führen, und bei welchen das durch die Wurzeln aufgenommene Wasser leicht wieder aus der Pflanze austreten kann, sei es dass es in flüssiger Form durch Wasserspalten oder andere Hydathoden ausgeschieden werde, sei es dass es durch Verdunstung aus den Blättern entweiche. Derartige Pflanzen sind nun, wie wir früher gesehen haben, selbst auf humusreichem Boden entweder ganz mycorhizenfrei befunden worden (z. B. *Juglans regia*, *Sambucus nigra*, *Digitalis purpurea*, *Menyanthes*, *Geranium robertianum*, *Dentaria bulbifera*, die Cyperaceen, viele Gramineen, die Equiseten und unsere Farne aus der Ordnung der Polypodiaceen) oder Wurzelverpilzung wurde nur gelegentlich beobachtet: viele Ranunculaceen, Umbelliferen, Compositen. Mit der Fähigkeit, den Kampf um die Nährsalze mit den Mitbewerbern erfolgreich aufnehmen zu können, geht nun aber bei den oben erwähnten, auf humusreichem Substrat gedeihenden mycorhizenfreien Pflanzen ein grosser Wasserbedarf parallel, so dass sie von wasserarmen Substraten, wie jeder Botaniker aus eigener Erfahrung weiss, fern bleiben oder daselbst nur ein kümmerliches Dasein fristen. Eine zweite Gruppe von autotrophen Gewächsen haben wir in den trägwüchsigen Crassulaceen, Saxifrageen, Caryophylleen kennen gelernt. Diese Pflanzen mit mehr oder weniger xerophiler Ausbildung der Blätter besitzen ein ausgedehntes Wurzelwerk mit langen Wurzelhaaren, welches sie befähigt, auf dem zeitweise trockenen

Substrat den Kampf um die Nährsalze mit Pilzen und in Bezug auf Wasserbedarf anspruchsvolleren Gefässpflanzen erfolgreich aufzunehmen.

Die an humusreiches Substrat gebundenen obligaten Mycorhizenpflanzen könnten bei der geringen Wasserdurchströmung aus eigenen Kräften den Kampf um die Nährsalze mit den Pilzen und anderen stark transpirirenden Gewächsen nicht bestehen; sie haben es aber verstanden, sich gewisse Pilze tributär zu machen, welche sie des selbstständigen Nährsalzerwerbes mehr oder weniger entheben, indem sie von ihnen schon weiter verarbeitete organische Verbindungen empfangen. Die zum Aufbau der letzteren nothwendigen Kohlenstoffverbindungen können bei grünen Pflanzen den Mycorhizen von den Blättern her zugeleitet werden, während bei den chlorophyllfreien Arten die Kohlenstoffquelle allein im Waldboden gesucht werden kann.

Der grosse Vortheil, welcher sämmtlichen mycotrophen Pflanzen aus der Pilzsymbiose erwächst, wird erst recht deutlich, wenn man berücksichtigt, dass die kühlen und meist feuchten Herbstmonate, wo für die Gewinnung der Nährsalze der Transpirationsstrom entweder gar nicht oder doch nur in höchst geringem Maasse in Betracht kommen kann, gerade die für die Entwickelung der Pilzmycelien günstigste Jahreszeit darstellen. Die gleichmässigere Durchfeuchtung des mit dem abgefallenen Laube und anderen organischen Resten bedeckten Bodens, seine noch relativ hohe Temperatur begünstigen denn auch in hohem Grade das Wachsthum der Mycorhizen und die Verpilzung junger, noch unverpilzter Wurzeln. In keiner anderen Jahreszeit sind in frischer Entwickelung begriffene Mycorhizen so schön und so zahlreich anzutreffen. Das bei vielen Pflanzen beobachtete Wachsthum der Wurzeln, bis spät in den Herbst hinein, dürfte denn auch weniger von Wichtigkeit sein für die Wasseraufnahme als für die Ausnutzung der jetzt in grösseren Mengen dem Boden zufliessenden Verwesungsproducte von Blättern, Schwämmen, Thierleichen, welche die Wurzeln der autotrophen Pflanzen selbstständig aufnehmen, den mycotrophen Gewächsen dagegen durch Vermittelung der symbiotischen, jetzt ihre günstigsten Vegetationsbedingungen findenden Pilze nutzbar gemacht werden.

Bei unserer Auffassung von dem Nutzen der Mycorhizenbildung wurde das Hauptgewicht auf die Concurrenz um die Nährsalze mit anderen Pflanzen, insbesondere den Pilzen gelegt. Wenn

auch die Berechtigung dieser Annahme schon a priori einleuchten muss, so wird es doch wünschenswerth erscheinen, sie durch das Experiment zu begründen zu suchen, wobei es sich darum handeln wird, geeignete Versuchspflanzen in sonst möglichst gleich beschaffenem Substrat wachsen zu lasssen, das eine Mal mit, das andere Mal ohne Mitbewerbung von humusbewohnenden Pilzen. Das Verfahren, an welches man zunächst denken könnte, die Tödtung dieser Organismen durch Sterilisirung von Humuserde vermittelst Siedehitze, ist, wie Frank[1]) gezeigt hat, nicht zulässig, da durch diese Procedur die Fruchtbarkeit beträchtlich erhöht wird, indem ein humusreicher Boden nach dem Sterilisiren durch Hitze weit mehr lösliche Stoffe enthält als in unsterilisirtem Zustande, eine Angabe, die durch Richter[2]) bestätigt worden ist.

Um die Veränderungen, welche durch das Sterilisiren vermittelst höherer Temperaturen, welches ausserdem eine nicht zu beseitigende Verschimmelung des Substrats zur Folge hat, auszuschliessen, wurde der frisch aus dem Buchenwald geholte, von zahlreichen Pilzmycelien durchsetzte Humus während fünf Tagen den Dämpfen von Aether und Chloroform ausgesetzt. Wenn auch auf diese Weise nicht sämmtliche Pilzkeime zerstört werden mochten, so war doch anzunehmen, dass dies wenigstens in Betreff der Pilzmycelien der Fall war. Es blieben dann die Gefässe einige weitere Tage an freier Luft, aber gegen das Hineinfallen von Pilzsporen möglichst geschützt, stehen und die angekeimten Samen wurden erst dann eingepflanzt, nachdem jeder Geruch aus den in gleich grosse Gläser untergebrachten Erdproben völlig verschwunden war. Als Vergleichsobjecte dienten gleichalterige Keimlinge, die in gleich grossen Mengen von nicht sterilisirtem Humus wurzelten.

Bei einer Mitte März begonnenen Versuchsreihe fanden *Sinapis alba*, *Linum usitatissimum* und *Triticum vulgare* Verwendung. Schon Anfangs April war in sämmtlichen Kulturen ein Unterschied zu Gunsten der in sterilisirter Erde stehenden Pflänzchen zu erkennen, die durch lebhafter grüne Färbung und etwas weiter vorgeschrittene Entwickelung von den anderen abwichen. Am 11. April waren bei den meisten der in nicht sterilisirtem Substrat wurzelnden

1) Frank. Ueber den Einfluss, welchen das Sterilisiren des Erdbodens auf die Pflanzenentwickelung ausübt. Berichte d. deutschen bot. Ges. 1888.

2) L. Richter. Ueber die Veränderungen, welche der Boden durch das Sterilisiren erleidet. In Nobbe's landwirthschaftlichen Versuchsstationen 1896, p. 269.

Sinapis-Pflänzchen die Kotyledonen schon im Vergilben begriffen, bei zweien schon abgefallen, während sie bei den in sterilisirtem Boden sitzenden Exemplaren noch ihr gesundes Aussehen bewahrten. Ein ganz ähnliches Verhalten trat, allerdings etwas später, bei *Linum usitatissimum* zu Tage, und auch bei den Weizenpflänzchen waren gleichsinnige Unterschiede wahrzunehmen. Auf nicht sterilisirtem Boden waren bei allen Individuen bloss drei Laubblätter vorhanden, von denen die ältesten von der Spitze aus

Fig. I.



Links zwei Gefässe mit *Linum usitatissimum*, die grösseren Pflanzen in sterilisirtem, die kleineren in nicht sterilisirtem Buchenwaldhumus wurzelnd. In den vier anderen Gläsern *Sinapis alba;* die beiden mittleren enthielten sterilisirten, die übrigen nicht sterilisirten Humus. Mitte Juli photographirt.

schon sich zu bräunen anfingen; auf sterilisirter Unterlage hatten dagegen die lebhaft grünen Pflänzchen vier bis sechs völlig gesunde Blätter zur Entfaltung gebracht. Auch im weiteren Verlauf der Kulturen war der günstige Einfluss der Sterilisirung zu erkennen, wobei ich nicht unterlasse hervorzuheben, dass die schwächere Entwickelung der Pflänzchen, welche in dem mit Pilzmycelien durchsetzten Humus wurzelten, nicht auf eine directe Schädigung

durch etwaige parasitische Pilze zurückgeführt werden kann. Es starb keines von den Versuchspflänzchen; dieselben wuchsen wochenlang weiter und blieben nur um ein Beträchtliches hinter den kräftigeren Vergleichsobjecten zurück. Begiessen mit Knop'scher Nährlösung war bei solchen schwachen Pflänzchen schon nach wenigen Tagen von Erfolg begleitet. Wurde dieselbe mehrfach wiederholt, so übertrafen die in so auffallender Weise zurückgebliebenen Exemplare bald die vorher viel kräftigeren Vergleichsobjecte.

Ein weiterer Beweis für die leichtere Deckung des Nährsalzbedarfs bei den in sterilisirtem Humus wurzelnden Pflanzen ergab sich bei einer Ende October mit *Lepidium sativum* unternommenen

Fig. II.



Lepidium sativum nach zwei Monate (von Ende October bis Ende December) andauerndem Wachsthum. Die beiden Gläser links mit sterilisirtem, die beiden rechts mit nicht sterilisirtem Buchenwaldhumus.

und durch meist schönes, sonniges Wetter begünstigten Versuchsreihe, die bis Weihnachten fortgesetzt wurde. Die Unterschiede im Wachsthum machten sich, wie aus dem beigefügten, nach einer Photographie vom 30. December reproducirten Bilde ersichtlich ist, noch in weit höherem Maasse geltend.

Schon in den ersten Tagen nach der Aussaat war in dieser Versuchsreihe das verschiedene Verhalten der beiderlei Vergleichsobjecte in Bezug auf Bewurzelung aufgefallen. Obwohl alle Pflänzchen in gleich grossen und gleich tiefen Glasgefässen standen und gleiche Mengen von Buchenwaldhumus zur Verfügung hatten, so übertrafen doch die Wurzeln der in nicht sterilisirtem Substrat wachsenden Exemplare diejenigen der anderen durch ihre beträcht-

lichere Länge. So ziemlich alle Keimwurzeln waren auf den Grund der Gefässe gelangt, an deren Boden sie weiter wuchsen, noch bevor dies bei einem einzigen der in sterilisirtem Humus stehenden Keimlinge der Fall war. Auch drei Wochen nach der Keimung zeigten die letzteren, trotz weit kräftigerer Entfaltung der oberirdischen Theile, ein schwächer ausgebildetes Wurzelsystem als die kümmerlichen Vergleichsobjecte, deren Kotyledonen schon im Vergilben begriffen waren, und deren dürftige Entwickelung wohl zum Theil auf der Förderung der Wurzelbildung in Folge von Nährstoffmangel beruhen mochte.

Um das Wachsthum der Wurzeln direct verfolgen zu können, wurden keimende Samen von *Lepidium*, mit abwärts gerichteten Wurzeln, an die flache Glaswand von kleinen mit sterilisirtem und nicht sterilisirtem Humus gefüllten Behältern gelegt. Die Keimwurzeln schmiegten sich beim weiteren Wachsthum den in ihrer Lage etwas von der vertikalen abweichend gerichteten Glaswänden an und konnten in Folge dessen leicht gemessen werden. An den im Dunkeln stehenden Pflänzchen betrug acht Tage nach der Keimung die mittlere Länge der noch unverzweigten Hauptwurzeln, im sterilisirtem Substrat etwas über 2 cm, während sie in der nicht mit Aether- und Chloroformdämpfen behandelten Erde beinahe 3,5 cm erreichte.

Fast dieselben Unterschiede im Längenwachsthum stellten sich heraus bei einer Versuchsanstellung, wo den einen Pflänzchen Knop'sche Nährlösung in der üblichen Verdünnung, den anderen destillirtes Wasser zur Verfügung stand.

Dieser Versuch, der sehr geeignet ist zur Demonstration des retardirenden Einflusses, welchen Nährlösungen auf das Wurzellängenwachsthum ausüben, wurde folgendermaassen ausgeführt.

Breite, bandförmige, aus mehreren Lagen bestehende Streifen schwedischen Filtrirpapiers, oder, wenn es sich um Demonstration aus grösseren Entfernungen handelt, von vorher ausgewaschenem und wieder getrocknetem dunkelfarbigem Löschpapier, werden, um den Austausch zwischen den Flüssigkeiten zu verhindern, in einiger Entfernung von einander auf eine grössere viereckige Glasplatte gelegt. Der eine Streifen wird mit destillirtem Wasser durchtränkt, der andere mit Knop'scher Nährlösung. In Wasser gequollene und eben das Wurzelende hervorschiebende Samen von *Lepidium* werden in derselben Höhe dem oberen Ende der Streifen aufgelegt und eine zweite gleich grosse Glasplatte darauf gedeckt. Durch

kleine zwischen die beiden Platten geschobene Leistchen wird für hinreichenden Spielraum der sich entfaltenden Keimlinge gesorgt; ein um die Platten gezogenes Gummiband hält diese zusammen. Das Ganze wird in vertikaler Lage, im Dunkelschrank. in möglichst feuchter Umgebung untergebracht. Schon nach wenigen Tagen waren bei dieser Versuchsanstellung beträchtliche Unterschiede im Längenwachsthum zu erkennen. Nach acht Tagen, also nach gleich langer Frist wie im vorigen Versuch, betrug die mittlere Länge der mit Nährlösung versorgten Wurzeln bloss 2,4 cm, während sie bei den mit destillirtem Wasser versehenen 3,5 cm erreichte. Zusatz von Nährlösung hatte also annähernd denselben Erfolg gezeitigt wie die Sterilisirung des humösen Substrats durch die Behandlung mit Aether- und Chloroformdämpfen. Es ist also wohl der Schluss gerechtfertigt, dass durch das Sterilisiren des Humus den darin wurzelnden Pflänzchen ein grösserer Vorrath von Nährsalzen zur Verfügung gestellt wird. Es wäre nun verfrüht aus diesen Ergebnissen den Schluss zu ziehen, dass das Deficit an Nährsalzen, welches im unsterilisirten Substrat zur Geltung kommt, nur auf das Vorhandensein von lebenden, Nährsalze verbrauchenden Pilzmycelien zurückzuführen sei. Durch das Sterilisiren mit Aether- und Chloroformdämpfen könnte möglicherweise auf rein chemischem Wege, durch Aufschliessung, die Fruchtbarkeit erhöht werden; ganz abgesehen von dieser Möglichkeit, werden aber durch die angewendete Behandlung nicht nur die Pilzmycelien, sondern auch andere, zumal kleine thierische Organismen getödtet, deren Zersetzungsproducte eventuell wieder den in sterilisirtem Substrat wurzelnden Pflanzen zu Gute kommen können, da ja die Thätigkeit von Mikroorganismen bei der Kultur an offener Luft nicht unterdrückt werden kann. Es treten also hier eine ganze Reihe von Fragen auf, deren Beantwortung noch aussteht, so dass einige Zurückhaltung geboten ist in Betreff der Deutung der so auffälligen Wirkung der Sterilisirung. Immerhin dürfte vor der Hand diejenige Deutung der Versuchsergebnisse die grösste Wahrscheinlichkeit beanspruchen, welche den Grund des üppigeren, beziehungsweise schwächeren Wachsthums der *Lepidium*-Pflänzchen in dem Fehlen oder Vorhandensein der den Humus ausnutzenden Pilzmycelien zu finden glaubt. Wie gierig die in den unsterilisirten Humusproben wuchernden, hier heimischen Mycelien die ihnen zugänglichen Salze ausnützen, zeigte sich beim Begiessen derselben mit Knop'scher Nährlösung, welches jedesmal schon nach wenigen Tagen ein üppiges,

schon mit blossem Auge erkennbares Wachsthum der Mycelien zur Folge hatte, während die sterilisirten Proben bei gleicher Behandlung sich nicht oder kaum verändert zeigten, was offenbar damit zusammenhängt, dass die auch hier nicht fehlenden Pilzmycelien, welche aus nachträglich auf das sterilisirte Substrat gelangten Keimen sich entwickelt hatten, in dem Humus eine weniger geeignete organische Nährstoffquelle gefunden haben mochten, als die aus dem Waldboden selbst stammenden Mycelien des nicht sterilisirten Humus.

Die mitgetheilten Versuchsergebnisse, so viel an ihnen noch im Einzelnen zu corrigiren sein mag, führen uns doch schon jetzt den Kampf, den die Gefässpflanzen auf humusreichem Boden mit den Pilzen zu bestehen haben, unmittelbar vor das Auge. Sie bilden ein beachtenswerthes Gegenstück zu den Frank'schen Kulturen mit *Fagus*- und *Pinus*-Keimpflanzen. Während Frank diesen mycotrophen Holzgewächsen durch Sterilisirung des Humus, wobei nicht nur die antagonistischen, sondern auch die symbiontischen Pilze beseitigt wurden, das Gedeihen erschwerte, wirkte auf unsere autotrophen Versuchspflanzen die Entfernung oder doch Zurückdrängung der Pilzmycelien in eminent fördernder Weise. Die stark transpirirenden autotrophen Gewächse finden nämlich in den Pilzmycelien bloss Concurrenten, während die mycotrophen Pflanzen es verstehen, sich gewisse Pilze tributär zu machen und so im Stande sind, den Kampf mit den den Boden erschöpfenden Mycelien erfolgreich zu bestehen.

XI. Nährsalzaufnahme und Aschegehalt bei mycotrophen Pflanzen im Vergleich zu autotrophen Gewächsen.

Wenn von den Nährsalzen, welche in den Mycorhizen zur Aufnahme gelangen, ein mehr oder weniger grosser Theil schon in diesen und nicht erst in anderen Organen der Gefässpflanze, speciell den Blättern, verarbeitet wird, ja wenn gar die Verarbeitung schon ausserhalb der Mycorhizen, in den von diesen ausstrahlenden Pilzfäden vor sich geht, so werden in den Wurzeln wie in den Blättern und anderen Theilen der mycotrophen Pflanzen die verschiedenen Nährsalze entweder ganz fehlen oder doch spärlicher vorhanden sein als bei autotrophen Gewächsen, die auf demselben Substrat wurzeln.

Namentlich muss auch der Aschegehalt geringer als bei diesen ausfallen, da die in ihrer Ernährung völlig selbstständigen Pflanzen mit den unentbehrlichen mineralischen Nährstoffen zugleich eine Menge von Ballast aufzunehmen gezwungen sind, wobei ich besonders an den als Oxalat leicht nachweisbaren Kalk erinnere, welcher an Salpetersäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure gebunden, in grossem Ueberschuss aufgenommen zu werden pflegt.

Zurücktreten oder Fehlen der Nitrate bei typischen Mycorhizenpflanzen.

Frank (Bot. Ges. 1888 S. 264) hat mit Recht ein grosses Gewicht auf das Fehlen der Salpetersäurereaction in den Mycorhizen gelegt. Die mittelst Diphenylamin-Schwefelsäure vorgenommene Prüfung verpilzter Buchenwurzeln und der von ihnen ausgehenden Pilzstränge ergab keine Spur von Bläuung. Das gleiche Verhalten zeigten auch die Wurzeln von *Neottia nidus avis*, während mit den nicht verpilzten Wurzeln anderer Waldkräuter und Bäume die Nitratreaction gelang. Frank sieht in dem Fehlen der Nitratreaction noch keinen strengen Beweis dafür, dass die Mycorhizen keine Nitrate als Nahrung aufnehmen, denn die Verarbeitung derselben im Mycorhizapilze könnte so rasch geschehen, dass sie sich schnell der Nachweisung entziehen. Da Frank auch im Pilze keine Nitrate finden konnte, so neigt er zur Annahme, dass derselbe gerade solche Stickstoffverbindungen, wie Ammoniak oder organischen Humusstickstoff, assimilire und somit auch der Mycorhiza zugänglich mache. Ich verzichte auf die Discussion dieser noch keineswegs spruchreifen Frage, halte es dagegen für angemessen einiges Material mitzutheilen, welches die Frank'schen Angaben über das Fehlen der Nitratreaction bestätigt und erweitert, und zugleich für unsere vergleichende Betrachtung von Wichtigkeit ist.

Der Nitratgehalt der Waldböden[1]) wird meist als ein sehr geringer angesehen; in vielen Fällen sollen sowohl im Boden, als auch in Quellen und Bächen, keine messbaren Mengen davon vorhanden sein. Hieraus ist wohl die Annahme herzuleiten, dass die Bäume und Kräuter unserer Wälder ihren Stickstoffbedarf in Gestalt von Ammoniaksalzen oder organischen Stickstoffverbindungen

---

1) Vgl. die Zusammenstellung von Ramann: Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893.

beziehen sollen. Wenn auch diese Stickstoffquellen eine mehr oder minder beträchtliche Rolle bei der Ernährung der Waldpflanzen spielen mögen, so scheint doch die Rolle der Nitrate sehr unterschätzt zu werden. Vor allem ist hervorzuheben, dass Bodenanalysen uns zwar verrathen, welche Quantitäten dieser Salze in einem bestimmten Zeitpunkt im Boden enthalten sind, uns aber nichts aussagen können über die Mengen, welche im Lauf einer Vegetationsperiode entstehen. Erstens werden die salpetersauren Salze im Boden nicht absorbirt, sondern durch das Wasser fortgeführt; aber auch bei ausbleibendem Regen werden die allmählich, durch die Thätigkeit von Mikroorganismen gebildeten Nitrate sofort nach ihrer Entstehung wieder von anderen vegetabilischen Organismen, seien es nun Pilze oder grüne Pflanzen, aufgenommen und verarbeitet und entziehen sich so dem chemischen Nachweis. Schon die blosse Thatsache, dass selbst auf den sterilsten Wald- und Haideböden, ja selbst auf Hochmooren grosse Pilzkörper aufschiessen und der Verwesung anheimfallen, wobei schliesslich Nitrate entstehen, zeigt, dass die Armuth an diesen Salzen nicht gar so gross sein kann.

Sehr lehrreich für den Nachweis von Salpetersäure sind die Ergebnisse folgender Versuche, bei welchen nitratsammelnde Pflanzen Verwendung fanden. Im November, bei mildem Herbstwetter, wurden Humusproben, dicht unter der Laub- oder Moosdecke, einem auf Muschelkalk stehenden Walde entnommen. Die eine Probe stammte aus einem Buchenwald, die andere aus einem Kiefernwald. Das aus den feuchten Humusmassen herausgepresste Wasser wurde filtrirt, das Filtrat mit Diphenylamin-Schwefelsäure behandelt, wobei eine Bläuung des Filtrats nicht beobachtet werden konnte. Auch an dem Eindampfungsreste war entweder keine oder höchstens eine Spur von Bläuung wahrzunehmen. Trotzdem konnte der Nachweis geführt werden, dass in den betreffenden Humusmassen nicht unerhebliche Mengen von Nitraten zur Entstehung gelangen.

Es geschah dies mit Hilfe von Keimlingen von *Sinapis alba*, welche Pflanze zwar nicht, wie die Papilionaceen, den freien Stickstoff zu binden vermag, wohl aber denselben in Gestalt von Nitraten aus dem Boden in grossen Mengen aufzunehmen und anzusammeln vermag, und Dank dieser Fähigkeit von den Landwirthen in grösserem Maasstabe Verwendung findet als Gründüngungspflanze, um zur Zeit der üppigsten Entwickelung untergepflügt zu werden [1]). Wurden nun

1) Vgl. Pfeiffer u. Francke. Beitrag zur Frage der Verwerthung elementaren Stickstoffs durch den Senf. Landwirthsch. Versuchsstat. Bd. XLVI u. XLVIII. — L. Richter, Zur Frage der Stickstoffernährung der Pflanzen, ebenda Bd. LI p. 221.

auf die oben erwähnten, in Glasgefässen untergebrachten Humusproben keimende Samen von *Sinapis* gelegt, so war nach vollzogener Keimung, an den eben ausgewachsenen Kotyledonen schon eine intensive Bläuung vermittelst Diphenylamin-Schwefelsäure festzustellen.

Achnliche Versuche wurden mit gleichem Erfolg ausgeführt mit Keimlingen von *Sinapis*, die in Lebermoosräschen wurzelten, welche auf Fichtenstrünken gewachsen waren; ja selbst wenn die Pflänzchen ihre Wurzeln in frisch eingesammelte *Sphagnum*-Rasen eingebohrt hatten, kam in einzelnen Fällen in den Blättern und Stengeln der vor starker Beleuchtung bewahrten Keimlinge Nitratreaction zur Beobachtung. Es sind also, wie dieser letzte Versuch ergiebt, selbst auf Torfmooren, wenn auch nicht im Inneren des Substrats, so doch an seiner Oberfläche, die Bedingungen zur Nitratbildung gegeben. Das Material hierzu mag grösstentheils von nirgends fehlenden Thierleichen und thierischen Excrementen herstammen.

Es vermögen also beim Senf schon die noch unverzweigten Wurzeln vermittelst ihrer zahlreichen, sehr langen Wurzelhaare die durch Thätigkeit von Mikroorganismen entstehenden Nitrate sofort an sich zu reissen und in ihrem Körper anzuhäufen. Es darf uns dies nicht wundern, wenn wir bedenken, dass der Senf zu den Pflanzen mit starker Wasserdurchströmung gehört, da er tagüber sehr stark transpirirt, und während der Nacht ausserdem grosse Tropfen flüssigen Wassers durch seine Blätter ausscheidet.

Aehnlich wie der Senf, welchen man gewissermaassen als Reagens auf die Gegenwart von Nitratspuren im Boden benutzen kann, liessen sich viele andere Pflanzen, denen eine starke Wasserdurchströmung eigen ist, verwenden.

Solche Nitratdeuter finden sich nicht bloss auf kultivirtem Boden, auf Schutt und anderen von der Kultur beeinflussten Standorten, sondern auch in der freien Natur häufig genug. Nachdem ich einmal auf den Zusammenhang zwischen dem Fehlen oder Zurücktreten der Mycorhizenbildung und starker Wasserdurchströmung aufmerksam geworden war, gelang es mir oft schon a priori vorauszusagen, welche von den Pflanzen eines und desselben Standortes in den Blättern Nitrate speichern und welche dieselben entbehren möchten. Am stärksten treten die in Rede stehenden Differenzen hervor an schattigen Standorten; aber auch in frei exponirten Lagen lassen

sie sich, nach anhaltend trübem Wetter, wahrnehmen, also unter Umständen, wo die aufgespeicherten Nitrate nicht unter dem Einfluss günstiger Assimilationsbedingungen zu rasch zerlegt werden.

Den Frank'schen Beobachtungen entsprechend, stellte sich als Regel heraus, dass keine der obligaten Mycorhizenpflanzen nitratführend gefunden wurde, selbst wenn auf demselben Boden wurzelnde mycorhizenfreie Gewächse oft reichlich damit versehen waren.

Von unseren Holzpflanzen ist *Sambucus nigra* diejenige, welche am regelmässigsten in den Blättern und zwar gewöhnlich starke Bläuung zeigt; auch bei *Fraxinus*, *Ulmus campestris*, *Salix capraea*, *Betula verrucosa*, alles stärker transpirirende Bäume, sah ich intensive Bläuung eintreten unter Umständen, wo in demselben Substrat wurzelnde Cupuliferen *(Fagus, Quercus, Carpinus, Corylus)* und *Tilia ulmifolia* gar kein Nitrat enthielten und *Acer pseudoplatanus* davon nur Spuren führte. Selbst auf sehr nitratreichem Boden, an einer Pferdetränkstelle in schattigem Thalgrunde, konnte in den Blättern der unteren beschatteten Aeste von *Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Picea vulgaris* niemals eine Spur von Nitratreaction nachgewiesen werden, während diejenigen von *Betula* und *Salix capraea* sich ganz dunkelblau färbten.

Wenn wir von den eigentlichen Ruderalpflanzen absehen und nur die krautigen Gewächse in Betracht ziehen, deren Existenz nicht an die Kultur gebunden ist, so sind als nitratführend zu erwähnen manche unserer einmalblühenden Kräuter, die schon im Herbst keimen, im zeitigen Frühjahr blühen und vor Beginn des Sommers bereits wieder absterben. Fast alle diese Pflanzen beanspruchen viel Wasser, welches sie denn auch im Herbst und Frühjahr auf den exponirten, im Sommer völlig trocken werdenden Standorten in hinreichendem Maasse vorfinden. Dem starken Wasserbedarf entspricht die nachtüber reichlich vor sich gehende Wasserausscheidung. Wir nennen hier unter anderen *Erophila verna* und die in ihrer Gesellschaft auf magerem Boden vorkommenden annuellen *Veronica*- und *Cerastium*-Arten, *Holosteum umbellatum;* ferner das in Hecken gemeine *Galium aparine*. Bei allen diesen Kräutern fand ich, wenigstens bei trübem Wetter, mehr oder weniger erhebliche Bläuung der Blätter bei Anwendung der Diphenylaminreaction. Niemals vermisst wurde die Nitratreaction bei *Urtica dioica*, *Geranium robertianum*, *Chelidonium majus*, *Rumex sanguineus*, welche alle

durch erhebliche Transpirationsgrösse ausgezeichnet sind und Wurzelverpilzung vermissen lassen. Bei den nicht selten mit den einen oder anderen dieser Pflanzen vergesellschafteten Orchideen, z. B. *Orchis mascula*, *O. pallens*, *Platanthera bifolia*, bei der ebenfalls regelmässig mycorhizenführenden *Bupleurum longifolium*, *B. falcatum*, habe ich, obwohl sie aus demselben Substrat die Nahrung schöpften, niemals eine Spur von Nitratreaction wahrnehmen können, und zwar nicht nur in den Blättern, sondern auch in den Wurzeln.

Auch im Gebirge — bei Oberhof im Thüringerwald, bei 800 Meter über dem Meere — konnte an entlegenen Orten, die von anderer als Waldkultur gänzlich unbeeinflusst sind, ein reicher Nitratgehalt bloss in den Blättern stark transpirirender Pflanzen wahrgenommen werden, die zugleich stets oder doch meist mycorhizenfrei sind. An einem Quellbache, welcher nicht weit vom Gebirgskamm selbst, im dichten Nadelwald entspringt, zeigten mehr oder weniger intensive Nitratreaction die Blätter von *Asplenium filix femina*, *Polypodium dryopteris* und *Phegopteris*, *Carex spec.*, *Luzula pilosa*, *Malachium aquaticum*, *Viola palustris*, *Cardamine sylvatica*, *Urtica dioica*, *Oxalis acetosella*, *Epilobium montanum*. Auch auf einem sonnigen Waldschlage mit trockenem, aber durch die Baumabfälle gedüngtem Boden war bei *Digitalis purpurea*, *Epilobium spicatum*, *Rubus idaeus*, *Galium saxatile* Salpeter in den Blättern nachweisbar, während er bei den damit vergesellschafteten *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Gnaphalium dioicum*, die eine viel geringere Wasserbilanz als jene und regelmässig verpilzte Wurzeln führen, vollständig fehlte.

Die mitgetheilten Beobachtungen bestätigen also durchaus die Frank'schen Angaben über das Fehlen der Nitratreaction bei den Gewächsen mit regelmässiger Wurzelverpilzung. Aus dem Umstande, dass in den Blättern der typischen Mycorhizenpflanzen kein Salpeter nachzuweisen ist, kann nun zwar nicht geschlossen werden, dass den Blättern gar keine Nitrate zugeführt werden, wohl aber dass die Quantitäten so gering sind, dass sie sich, in Folge der raschen Zersetzung, dem chemischen Nachweis entziehen. Jedenfalls sind die aufgenommenen Mengen so klein, dass der Stickstoffbedarf der Pflanze in anderer Weise gedeckt werden muss. Wie dies geschieht, müssen spätere Untersuchungen zeigen. Am nächstliegenden ist die Annahme, dass die mycotrophen Pflanzen von den symbiontischen Pilzen nicht die Nitrate, sondern die vielleicht bereits

in den extraradicalen, im Substrat verlaufenden Hyphen weiter verarbeiteten organischen Stickstoffverbindungen zugeführt erhalten.

Wie sich die Blätter der mycotrophen Gewächse in Bezug auf die Aufnahme von anderen Nährsalzen, den Ammonverbindungen, den Phosphaten, Sulfaten u. s. w. verhalten, musste, um den Kreis der Beobachtungen nicht gar zu sehr zu erweitern, vor der Hand unberücksichtigt bleiben. Doch liefert das über die Verbreitung der Nitrate bei mycotrophen und autotrophen Pflanzen Bekannte schon ein anschauliches Bild von der verschiedenen Nährsalzaufnahme der Gewächse der beiderlei Gruppen.

Aschegehalt der Blätter bei mycotrophen und autotrophen Pflanzen.

Wenn die Mycorhizenpflanzen die zu ihrem Aufbau nothwendigen mineralischen Substanzen, entweder ganz oder doch in mehr oder weniger erheblichen Mengen, in Gestalt von organischen Verbindungen von den Pilzen beziehen, so muss der Aschegehalt der ganzen Pflanze und namentlich auch der Blätter viel geringer sein als bei denjenigen Gewächsen, welche die nothwendigen Baustoffe aus eigener Kraft durch ihre Wurzeln aus dem Boden aufnehmen, da in letzterem Fall zugleich nicht unerhebliche Mengen von Substanzen aufgenommen werden, welche zum Theil ganz entbehrlich sind oder wie das Calcium an Salpetersäure, Phosphorsäure oder Schwefelsäure gebunden, in grossem Ueberschuss in die Pflanze gelangen.

Zur Prüfung dieser Annahme untersuchte ich zunächst den Rohaschegehalt einer Reihe von Pflanzen, die alle auf demselben Muschelkalkboden gewachsen waren. Es fanden hierbei mit einer einzigen Ausnahme die Anfangs November gesammelten noch frischen Blätter Verwendung. Die neben den Pflanzennamen angeführten Zahlen geben das Verhältniss der Rohasche zum Trockengewicht der bei 100° getrockneten Blätter. Die Aufzählung beginnt mit den aschenärmsten, um mit den aschenreichsten zu schliessen. Die Namen der Pflanzen, die ich an jenem Standorte stets verpilzt gefunden habe, sind durch stärkeren Druck gekennzeichnet.

1. ***Polygala amara*** . . . . 4,13 %.
2. ***Pirola rotundifolia*** . . . 4,36 %.
3. ***Pirola secunda*** . . . . 4,50 %.
4. *Gentiana ciliata* . . . . 5,67 %.

5. **Berberis vulgaris** . . . 6,25 %.
6. **Platanthera bifolia** (Juli) . 7,00 %.
7. *Thlaspi montanum* . . . . 7,03 %.
8. **Gentiana germanica** . . 7,52 %.
9. **Goodyera repens** . . . . 7,88 %.
10. *Fragaria vesca* . . . . . . 9,47 %.
11. *Geranium robertianum* . . . 10,17 %.
12. *Sambucus nigra* . . . . . 10,83 %.
13. **Euphorbia cyparissias** . 12,86 %.
14. **Bupleurum longifolium** . 13,32 %.
15. *Fraxinus excelsior* . . . . 13,33 %.
16. *Heracleum sphondylium* . . . 29,27 %.

Schon der flüchtige Durchblick dieser Aufstellung spricht für die Richtigkeit unserer Annahme. Unter den Pflanzen von 1—9 befindet sich bloss die mycorhizenfreie Crucifere *Thlaspi montanum*; von 10—16 sind bloss zwei, deren Wurzeln ich regelmässig mehr oder weniger verpilzt fand: die milchsaftführende *Euphorbia* und das durch Verkieselung rauhblätterige *Bupleurum*. Viel schärfer tritt aber die Richtigkeit unserer Annahme hervor, wenn wir, ganz abgesehen von der Translocation der Aschebestandtheile aus den Blättern nach anderen Theilen der Pflanze, bedenken, dass die Asche, die wir in einem Blatte finden, in gewissen Fällen wenigstens, nur einen mehr oder weniger grossen Theil von dem darstellt, was an unverbrennbaren Bestandtheilen durch dasselbe gegangen ist. Der schon wiederholt berührte Gegensatz zwischen wasserspaltenführenden und wasserspaltenlosen Gewächsen muss auch hier Berücksichtigung finden.

Alle nicht durch stärkeren Druck gekennzeichneten Arten der obigen Liste besitzen Organe für Wasserausscheidung, während solche bei den übrigen, stets Mycorhizen führenden Arten, mit Ausnahme vielleicht von *Pirola secunda*, über die mir Beobachtungen nicht zur Verfügung stehen, fehlen. Da das ausgeschiedene Wasser unverbrennliche Substanzen in wechselnden Mengen enthält, so wird in solchen Fällen der Aschegehalt um den Betrag des Verlustes herabgedrückt. Man könnte geneigt sein den letzteren sehr gering zu taxiren, da ja thatsächlich in den ausgeschiedenen Tropfen nur minimale Quantitäten unverbrennlicher Bestandtheile enthalten sind. Bedenkt man jedoch, dass die Excretion schon frühzeitig an den noch ganz kleinen Blättern beginnt, mindestens bis zur völligen

Ausbildung des Blattes fortdauert und in vielen Fällen auch noch weiter vor sich geht, so wird man zugeben, dass durch Summirung der zahlreichen kleinen Beträge eine im Verhältniss zum Aschegehalt des Blattes nicht unerhebliche Menge von unverbrennlichen Bestandtheilen zusammen kommen muss. Wie hoch der Betrag dieses Verlustes sein mag, ist uns bis jetzt von keiner Pflanze genauer bekannt, doch lassen sich wenigstens gewisse Anhaltspunkte gewinnen durch die Untersuchung der Kalk aussondernden Saxifragen aus der *Aizoon*-Gruppe, bei welchen das ausgeschiedene Calciumsalz, insofern es nicht gleich mit dem Lösungswasser abtropft oder durch Regen abgespült wird, sich in den bekannten Kalkschülferchen anhäuft. Hier lässt sich wenigstens annähernd feststellen, wie viel von den aufgenommenen unverbrennlichen Bestandtheilen durch die Ausscheidung aus dem Blatte entfernt wird, wenn man von gleichaltrigen Blättern den Aschegehalt bestimmt in der Weise, dass dieselben theils mit den anhaftenden Kalkkrusten, theils ohne diese eingeäschert werden. Die Entfernung des Kalkes kann leicht erzielt werden durch Eintauchen der abgetrennten Blätter, mit Ausschluss der basalen Schnittwunde, in sehr verdünnte Salzsäure, durch welche Procedur die Blätter sonst nicht im Geringsten geschädigt werden.

Die Untersuchung der Blätter einer grossen Rosette von *Saxifraga longifolia*, welche durch einen überhängenden *Rhododendron*strauch vor Regen geschützt stand, ergab für die frischen Blätter einen Aschegehalt von 27,93 %, während bei in der beschriebenen Weise entkalkten Blättern derselbe nur noch 13,47 % betrug, und ziemlich genau übereinstimmte mit dem Aschegehalt derjenigen einer unter ähnlichen Verhältnissen gewachsenen *Saxifraga umbrosa* (13,27 %), deren Blätter das ausgeschiedene Salz nicht festzuhalten vermögen.

Durch Ausscheidung des überschüssigen Kalkes wird also bei *Saxifraga longifolia* der Aschegehalt der inneren Blattsubstanz mindestens [1]) auf die Hälfte herabgedrückt. Machen wir die Annahme, dass bei den wassersecernirenden Pflanzen unserer Liste das Verhältniss zwischen ausgeschiedenen und zurückgehaltenen unverbrennlichen Bestandtheilen dasselbe sei, so sind die den Aschegehalt

1) Der Verlust dürfte in Wirklichkeit ein noch beträchtlicherer sein, da in dem ausgeschiedenen Wasser noch andere, leicht lösliche Salze enthalten sind, welche nicht der Blattoberfläche erhalten bleiben.

angebenden Zahlen zu verdoppeln und die Reihenfolge der Pflanzen wird eine derartige, dass auch die aschenreichste Mycorhizenpflanze *Bupleurum longifolium* noch vor der aschenärmsten Autotrophen, nämlich *Thlaspi montanum*, allerdings um ein Geringes zurücktritt.

Behält man das eben Mitgetheilte im Auge, so wird man es begreiflich finden, wenn in Bezug auf den Gehalt an unverbrennlichen Substanzen die mycotrophen unter Umständen die autotrophen Pflanzen erreichen, ja sogar übertreffen. So ergab die Ende Juli vorgenommene Untersuchung der sterilen Spreiten von einigen Filicinen, die, mit Ausnahme von *Botrychium*, auf demselben Substrat wurzelten, folgende Aschenmengen für die pilzfreien Arten:

Asplenium filix femina . . . . 4,26 %.
Polystichum filix mas . . . . . 4,72 %.
Struthiopteris germanica . . . . 10,61 %.

für die mycotrophen Ophioglosseen dagegen:

Botrychium lunaria . . . . . 4,36 %.
Ophioglossum vulgatum . . . . 10,37 %.

Wenn das autotrophe *Asplenium filix femina* in Bezug auf Aschegehalt um ein Geringes selbst hinter *Botrychium lunaria* zurücksteht, so hängt dies sicher mit der gerade bei dieser Pflanze besonders ergiebigen Ausscheidung von tropfbar flüssigem Wasser zusammen, mit welchem grössere Mengen von mineralischen Bestandtheilen aus den Blättern geschafft werden. Wenn andererseits *Ophioglossum* durch seinen relativ beträchtlichen Aschegehalt *Struthiopteris* beinahe erreicht, so kann trotzdem bei letzterer Pflanze die Menge der mineralischen Substanzen, welche das Blatt durchzogen haben, eine weit grössere gewesen sein, da hier Hydathoden vorhanden sind, welche bei *Ophioglossum* fehlen. Zur Würdigung des beträchtlichen Unterschieds zwischen *Ophioglossum* und *Botrychium* sei daran erinnert, dass nach unseren früher mitgetheilten Wahrnehmungen *Botrychium* weit enger an die Mitwirkung von Wurzelpilzen gebunden erscheint als das stark transpirirende und leicht kultivirbare *Ophioglossum*.

Am schärfsten treten in der Regel die Unterschiede im Aschegehalt zwischen Mycotrophen und Autotrophen hervor, wenn zum Vergleich nur solche mycorhizenfreie Pflanzen herbeigezogen werden, welche der Hydathoden entbehren. So ergab sich für die im Engadin gesammelten Blätter der mycotrophen *Gentiana punctata*

die Zahl 6,98 %, während letztere bei denjenigen der auf demselben Substrat gesammelten *Gipsophila repens* bis auf 17,79 % stieg. Durch relativ hohen Aschegehalt waren trotz ihrer geringen Transpiration ausgezeichnet die, im März untersuchten, succulenten Spreiten der Crassulaceen: *Sedum reflexum* 10,81 %, *S. album* 10,82 %, *Sempervivum tectorum* 16,25 %. Ebenfalls reich an Asche erwiesen sich, trotzdem verkieselte oder verkalkte Membranen ihnen abgehen, die auf trockenen Kalktriften Anfangs October gesammelten Blätter der autotrophen Papilionaceen: *Melilotus alba* 13,45 %, *Astragalus cicer* 13,79 %, *Coronilla montana* 19,87 %.

Die angeführten Beispiele, welche sich noch leicht vermehren liessen, zeigen, mit wenigen schon oben besprochenen Ausnahmen, dass ein gewisser Parallelismus besteht zwischen grösserem Aschegehalt und Selbstständigkeit der Ernährung einerseits, und geringem Aschegehalt und Mycotrophie andererseits. Im Verein mit anderen Thatsachen bestätigt dies die am Anfang dieses Abschnitts erörterte Vermuthung, dass die mycotrophe Pflanze von dem symbiontischen Pilze die zu ihrem Aufbau nothwendigen mineralischen Substanzen schon in Gestalt von organischen Verbindungen bezieht, womit nicht ausgeschlossen ist, dass sie ausserdem selbstständig Nährsalze aufnehme und verarbeite.

XII. Verbreitung des Kalkoxalats bei autotrophen und mycotrophen Pflanzen.

Von den unverbrennlichen Bestandtheilen der Gewächse ist der an Oxalsäure gebundene Kalk in seiner Verbreitung im Pflanzenreich und seiner Vertheilung in den Geweben am genauesten erforscht. Durch zahlreiche Literaturangaben sind wir über das Fehlen des Kalkoxalats bei gewissen Pflanzen, über sein mehr oder weniger reichliches Vorkommen bei anderen Arten genau unterrichtet, und wenn für eine gegebene Pflanze Angaben nicht vorhanden sind, so ist die mikroskopische Untersuchung auch von zahlreichen Blättern leicht und rasch durchführbar, wenigstens insofern es sich, wie hier, nur um grössere, leicht erkennbare Mengen dieses Salzes handelt.

Bei dem relativ schwachen Aschegehalt der Blätter mycotropher Gewächse lässt sich erwarten, dass namentlich der Gehalt an Kalk-

salzen, speciell an Kalkoxalat, geringer sein wird als bei den nicht mycotrophen Pflanzen, da ja von diesen das an andere wichtige Nährstoffe gebundene Calcium oft in grossem Ueberschuss aufgenommen zu werden pflegt. Bevor jedoch zur Schilderung des Verhaltens der Mycotrophen geschritten werden kann, ist es nothwendig, einige allgemeinere Bemerkungen über Vorkommen und Fehlen des Calciumoxalats vorauszuschicken.

Die primären Kalkoxalatkrystalle[1]), z. B. die Rhaphiden, welche schon in jungen, noch im Wachsthum begriffenen Blättern fertig ausgebildet werden, und wie leicht festgestellt werden kann, auch bei im Dunkeln gekeimten Pflänzchen von *Commelyna coelestis*, *Impatiens glanduligera*, *Asperula arvensis*, *Godetia Lindleyana*, welche bloss destillirtes Wasser haben aufnehmen können, zur Ausbildung gelangen, kommen selbstverständlich hier nicht in Betracht, sondern es handelt sich nur um die Krystalle, welche im assimilirenden und transpirirenden Blatte sich allmählich anhäufen und also gewissermassen einen Maassstab für die Menge der mit dem Wasser aufgenommenen Kalksalze abgeben. Aus dem Fehlen solcher Krystalle kann allerdings nicht ohne Weiteres geschlossen werden, dass ein gegebenes Blatt keine erheblichen Mengen von Kalksalzen aufgenommen hat, denn es kann sich der Kalk entweder in löslichen Verbindungen anhäufen, wie dies zum Beispiel bei den Blättern von *Vitis vinifera*, von Succulenten u. s. w. geschieht, oder er kann wieder aus dem Blatt hinausbefördert worden sein. Letzteres ist sicher der Fall bei zahlreichen Gewächsen, z. B. vielen Gefässkryptogamen (Equiseten, Filicinen), Gramineen, Cruciferen, Fumariaceen, Saxifragen, *Digitalis purpurea* u. s. w., kurz bei Pflanzen, welche reichlich Wasser secerniren. Behandelt man nämlich die über Nacht ausgeschiedene Flüssigkeit mit Oxalsäure, so entsteht ein je nach den Umständen wechselnder, oft reicher Niederschlag von Kalkoxalatkrystallen. Es wurde dies beobachtet unter anderen bei *Pilularia globulifera*, *Equisetum arvense*, jungen Farnpflänzchen, *Zea Mais* und anderen Gräsern, verschiedenen Saxifragen[2]), *Tropaeolum majus*, *Brassica oleracea*, *Corydalis lutea*, in deren Blättern kein Kalkoxalat ge-

---

1) Vergl. Schimper, Ueber Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Botan. Zeitung 1888.

2) Grosse Kalkoxalatdrusen fand ich allein in den Schwammparenchymzellen von *Saxifraga cordifolia*. Frei von Krystallen waren dagegen die Blätter bei *S. sancta*,

funden wird, ausserdem auch bei Gewächsen, welche secundäres Kalkoxalat anhäufen, aber trotzdem grosse Mengen von Kalk durch die Wasserspalten ausscheiden: *Stellaria media*, *Mercurialis annua*.

Diese Thatsachen lehren, dass es nicht nothwendig ist, wie dies geschehen, für kalkoxalatfreie Pflanzen oder solche, denen wenigstens secundäres Kalkoxalat abgeht, ein von den oxalatspeichernden Gewächsen wesentlich abweichendes Verhalten in Bezug auf die Aufnahme von Kalksalzen anzunehmen, da sich das Fehlen des Oxalats sehr einfach in der angedeuteten Weise erklären lässt. Sehr instructiv ist in dieser Beziehung unter anderen das Verhalten einiger Parasiten. Kohl[1]) macht darauf aufmerksam, dass *Viscum album* grosse Quantitäten oxalsauren Kalkes enthält, während in den chlorophyllhaltigen Rhinanthaceen davon nur sehr wenig, bei *Lathraea squamaria* gar nichts nachgewiesen werden kann. *Viscum album* gehört nun, wie leicht durch Wasserdurchpressungsversuche gezeigt werden kann, zu den Gewächsen, welche niemals Wasser aus ihren Blättern ausscheiden, während unsere Rhinanthaceen, denen ja auch *Lathraea* zugezählt wird, durch eine überaus kräftige, in neuerer Zeit wiederholt studirte Wassersecretion ausgezeichnet sind. Bei letzterer Pflanze kommt es denn auch zu den bekannten Anhäufungen von Kalkcarbonat in den eigenthümlichen, noch immer räthselhaften Blatthöhlen, und in den Wassertropfen, die man Morgens von den Blättern von *Rhinanthus* und *Melampyrum* sammeln kann, lässt sich durch Behandlung mit Oxalsäure die Gegenwart von Calcium nachweisen. Es wird also, wenn man aus der Gegenwart oder dem Fehlen von secundärem Kalkoxalat einen Rückschluss auf das Nährsalzbedürfniss fällen will, stets darauf zu achten sein, ob eine gegebene Pflanze Wasser auszuscheiden vermag oder nicht. Ist letzteres der Fall und fehlt secundäres Kalkoxalat gänzlich, so darf man, abgesehen von den Succulenten, welche grössere Mengen leicht löslicher Kalksalze

---

S. cuneifolia, *S. hypnoides*, *S. umbrosa*, *S. cymbalaria*, *S. longifolia*, *S. aizoon*. Calcium lässt sich in den ausgeschiedenen Tropfen bei allen Arten nachweisen; wenn es unter den erwähnten Arten nur bei *S. longifolia* und *S. aizoon* zur Anhäufung von Kalkschülfern kommt, so ist dies darauf zurückzuführen, dass bei den anderen Arten das ausgeschiedene Wasser nicht festgehalten wird und daher leicht abfällt oder abfliesst.

1) F. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889, p. 183.

führen, mit grosser Wahrscheinlichkeit auf geringere Transpiration und Nährsalzzufuhr zu den Blättern schliessen, während umgekehrt aus dem starken Absatz von secundärem Kalkoxalat, wie dies zum Beispiel der Fall ist bei wasserspaltenlosen Papilionaceen, den *Dianthus*-Arten, welche höchstens in jugendlichen Stadien eine reichere Wassersecretion zeigen, auf ein entgegengesetztes Verhalten geschlossen werden darf.

Wie verhalten sich nun die obligaten Mycorhizenpflanzen in Bezug auf secundäres Kalkoxalat im Vergleich zu autotrophen Pflanzen aus denselben Verwandtschaftskreisen?

Der Umstand, dass die mycorhizenfreien Farne und Schachtelhalme, trotz ihrer beträchtlichen Transpirationsgrösse, frei von Kalkoxalat sind, oder solches, wie es für gewisse Farne bekannt ist, doch nur in geringen Mengen führen, kann nach dem eben Mitgetheilten nicht befremden, da das Calcium hier in löslichen Verbindungen aus den Blättern ausgeschieden wird. Bei den mycotrophen Filicinen *Botrychium Lunaria* und *Ophioglossum vulgatum*, denen die Fähigkeit Wasser auszuscheiden, abgeht, unterbleibt trotzdem die Bildung von Kalkoxalat, auch wenn sie auf kalkreichem Substrat gewachsen sind.

Aus der Ordnung der Lycopodinen, denen Wasserausscheidung abzugehen scheint, enthalten die autotrophen *Lycopodium selago*, *L. clavatum*, *L. complanatum* nach den Untersuchungen von Kohl (l. c., p. 67) Kalkoxalat, allerdings in geringen Mengen, was aus dem stets kalkarmen Substrat dieser Pflanzen erklärbar ist. Das mycotrophe *Psilotum triquetrum*, welches nach Solms[1]) und Janse (l. c., p. 61) in seinen unterirdischen Sprossen, wie auch in den daraus hervorgehenden Brutknospen stets Hyphenknäuel führt, enthält dagegen keine Spur von Kalkoxalat. Mycotrophie und Kalkoxalatmangel, Autotrophie und Gegenwart des Kalksalzes in den Assimilationsorganen stehen bei diesen Pflanzen offenbar in Correlation.

Fast alle Orchideen[2]) führen die als Schutzmittel gegen Thierfrass wirksamen Rhaphiden, die aber für unsere Fragestellung nicht in Betracht kommen, da sie als primäre Kalkoxalatkrystalle schon zur Ausbildung gelangen, bevor das Blatt in erheblichem

1) Annales du jardin botanique de Buitenzorg, T. IV.

2) Vergl. Möbius, Ueber den anatomischen Bau der Orchideenblätter .... Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVIII, p. 531.

Maasse zu transpiriren vermag. Neben den Rhaphiden, die im ausgebildeten Blatt weder an Zahl noch an Grösse zunehmen, scheint bei unseren Orchideen in den Blättern jede weitere Kalkoxalatbildung zu fehlen. Ich konnte wenigstens bei den darauf hin untersuchten Arten — *Orchis pallens*, *Ophrys apifera*, *Herminium monorchis* — die alle keine Wasserausscheidung zeigen, nichts davon entdecken.

Die landbewohnenden Enziane, die wir als typische, wasserspaltenlose Mycorhizenpflanzen kennen gelernt haben, galten früher für kalkoxalatfrei, bis Borodin[1]) bei verschiedenen Arten diffuse Ablagerungen dieses Salzes entdeckte. In seiner vor Kurzem erschienenen ausführlichen vergleichenden Anatomie der Gentianaceen bestätigt und erweitert Perrot[2]) die Borodin'schen Beobachtungen. Aber auch aus dieser Arbeit geht hervor, dass namentlich bei den einjährigen Arten z. B. der Section *Amarella*, bei denen die Abhängigkeit von den Pilzen nach unseren Beobachtungen schon sehr weit geht, selbst bei Anwendung des polarisirten Lichtes in den Blättern entweder kein Oxalat *(G. campestris)* oder doch nur Spuren davon *(G. germanica)* nachzuweisen sind. Reichlicher oder in grösseren Krystallen tritt es dagegen bei vielen perennen Gentianeen auf, insbesondere bei Bewohnern nasser Standorte *(G. pneumonanthe)*; ferner bei der ebenfalls hygrophilen annuellen *Chlora perfoliata* und bei *Erythraea centaurium*, alles Pflanzen, die, wie schon der Standort zeigt, sich einer stärkeren Wasserdurchströmung erfreuen und damit im Zusammenhang der Kultur keine Schwierigkeiten bereiten.

Das völlige Fehlen von Kalkoxalat bei den mit Wasserspalten versehenen Menyanthoideen kann nach dem, was wir bei den Farnen und Equiseten kennen gelernt haben, keineswegs befremden; es wird eben hier der Kalk durch die Hydathoden ausgeschieden.

Bei unseren der Wasserexcretion ermangelnden *Polygala*-Arten, welche wir zu den obligat mycotrophen Gewächsen zählen, habe ich bisher vergebens nach Kalkoxalat gesucht, auch bei Exemplaren, die auf Muschelkalkboden gewachsen waren.

---

1) Borodin, Sur l'oxalate de Calcium diffus dans les plantes (Soc. des Sc. nat. de St. Pétersbourg, XXII, 1892).

2) E. Perrot, Anatomie comparée des Gentianacées. Thèse, Paris 1899.

Dem für manche mycotrophen Pflanzen festgestellten Mangel an secundärem Kalkoxalat stehen nun zahlreiche Fälle gegenüber, wo, trotz schönster Mycorhizenbildung, in den Blättern mehr oder weniger erhebliche Mengen des genannten Salzes zur Ablagerung gelangen. Hier sind zunächst unsere Mycorhizenbäume zu nennen, die Coniferen und Cupuliferen, ferner viele Sträucher, z. B. *Evonymus europaeus*, *Viburnum lantana*, *Hedera helix*. Dieser Umstand spricht in Uebereinstimmung mit anderen, früher mitgetheilten Wahrnehmungen dafür, dass diese Holzgewächse — und für viele krautige Pflanzen wird wohl dasselbe gelten — nicht zu den obligaten, sondern zu den facultativen Mycorhizenpflanzen zu rechnen sind. Bei ferneren Untersuchungen wird zu beachten sein, ob der Kalkoxalatgehalt der Blätter in umgekehrtem Verhältniss zur Wurzelverpilzung steht. Die Mittheilung von Frank (Botan. Ges. 1887, p. 397) über kreideweiss erscheinende Mycorhizen, wobei die weisse Färbung, zum Theil wenigstens, von einem Ueberzug mit vielen sehr kleinen Kryställchen dieses Salzes herrührte, macht es wahrscheinlich, dass die von den Pilzfäden aufgenommenen Kalksalze schon hier und nicht erst in der Gefässpflanze, sei es in den Wurzeln oder in den Blättern, zerlegt werden. Einige Wahrnehmungen, die ich an Wurzeln von *Hedera helix* aus humusreichem Waldboden gemacht habe, weisen darauf hin, dass von den beiden berührten Alternativen bald die eine, bald die andere verwirklicht ist. In den reichlich verpilzten Wurzeln trat Kalkoxalat manchmal bis zum fast völligen Verschwinden zurück, während in gleichaltrigen aber pilzfreien Wurzeln zahlreiche Oxalatdrüsen vorhanden waren.

XIII. Vergleich der mycotrophen Pflanzen mit den Parasiten und Carnivoren.

Die mehr oder weniger weit gehende Einbusse der Selbstständigkeit in der Ernährung theilen die mycotrophen Pflanzen mit den Parasiten und Carnivoren. Die Herbeiziehung dieser beiden Gruppen zu einem Vergleich mit den obligaten Mycorhizenpflanzen dürfte um so eher gerechtfertigt sein, als sich meines Erachtens schwerwiegende Gründe vorbringen lassen zur Stütze der Ansicht, dass die Mycotrophie, wie auch die Carnivorie und der Parasitismus,

Einrichtungen sind, zu deren Entstehung der aus dieser oder jener Ursache erschwerte Nährsalzerwerb die erste Veranlassung gegeben hat. Schwächung, ja völliger Verlust der Kohlenstoffassimilation, zu welcher es allerdings bei keiner carnivoren Pflanze gekommen ist, können nach dieser Auffassung erst später zur Ausbildung gelangt sein, und zwar in selteneren Fällen bei den mycotrophen Gewächsen als bei den Parasiten, wo sie sich innerhalb zahlreicherer Verwandtschaftskreise eingestellt haben.

Sucht man sich zu vergegenwärtigen, wie etwa im Laufe der Zeit aus autotrophen Pflanzen, die mit ihren Wurzeln Wasser und Nährsalze aufnahmen und unter dem Einflusse des Lichtes in den Blättern organische Verbindungen erzeugten, unselbstständige Wesen werden konnten, so sind verschiedene Wege, auf welchen dies geschehen konnte, denkbar. Entweder ging zuerst die Fähigkeit der Kohlenstoffassimilation verloren oder diejenige des Nährsalzerwerbes. Würden uns bloss Endglieder von Entwickelungsreihen vorliegen, wie etwa die Orobancheen, Balanophoreen, Rafflesiaceen unter den Parasiten, oder *Monotropa* und ähnlich reducirte Formen unter den Saprophyten, so könnte man vielleicht geneigt sein, die erste Alternative für wahrscheinlich zu halten. Es würden also nach dieser Auffassung autotrophe Gewächse die schon von vornherein vorhandene Fähigkeit chlorophyllführender Pflanzen, unter besonderen Verhältnissen sich von organischen Verbindungen zu ernähren, weiter ausgebildet haben, indem sie in nähere Beziehungen zu anderen Gefässpflanzen oder Pilzen eingegangen wären. Die hiermit verknüpfte Verkümmerung der entbehrlich gewordenen Assimilationsorgane würde dann, als secundäre Erscheinung, den Verlust der Fähigkeit des selbstständigen Nährsalzerwerbes zur Folge gehabt haben. Eine derartige Umbildung müsste aber, wenn sie überhaupt einen Sinn haben sollte, in lichtarmer Umgebung vor sich gegangen sein. Wird aber bei einer grünen Pflanze durch Lichtschwächung die Kohlenstoffassimilation herabgedrückt, so leidet zugleich auch die Transpiration und mithin der Nährsalzerwerb. Wenn nun auch die Pflanze, neben der Transpiration, noch andere Mittel und Wege hat, um eine lebhafte Wasserdurchströmung zu unterhalten, so darf wieder nicht vergessen werden, dass eine solche stets die Gegenwart eines wohl entwickelten Wurzelsystems voraussetzt, zu dessen Ausbildung wieder kräftig wirkende Assimilationsorgane vorhanden sein müssen. Auf Grund dieser Erwägungen wird man der hier erörterten Möglichkeit wenig Wahrscheinlichkeit

zuerkennen. Noch eher liesse sich annehmen, dass der Verlust der Autotrophie durch gleichzeitige Schwächung der Assimilation und des Nährsalzerwerbs eingeleitet worden sei. Am plausibelsten scheint jedoch die Vorstellung, nach welcher die zuerst nur partielle Aneignung der Nährsalze mit fremder Hilfe der erste Schritt gewesen ist auf einer Bahn, die in manchen Fällen zur gänzlichen Unselbstständigkeit der Ernährung geführt hat. Eine gewichtige Stütze gewinnt diese Ansicht durch die Betrachtung solcher Familien, bei welchen der Saprophytismus oder der Parasitismus in verschieden starker Ausbildung verwirklicht sind.

Den verschiedensten Uebergängen zwischen autotropher und mycotropher Ernährungsweise begegnet man in der Familie der Orchideen. Zwischen den in ihrer Ernährung völlig selbstständigen epiphytischen Arten, die sich auch auf nacktem Gestein ansiedeln, also an Orten gedeihen, wo von Pilzsymbiose in dem Sinne, wie sie bei den humusbewohnenden Arten vorliegt, keine Rede sein kann, und den gänzlich saprophytischen Arten giebt es mannigfaltige Uebergangsstufen. Da die chlorophyllarmen Orchideen sich auf verschiedene Gruppen dieser Familie vertheilen, so kann nicht bezweifelt werden, dass die in einzelnen Fällen bis zum fast völligen Verlust gehende Schwächung der Assimilationsfähigkeit wiederholt eingetreten ist. Es lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob unsere einheimischen Arten mit stärkerer Wasserdurchströmung und zurücktretender Wurzelverpilzung, also *Epipactis palustris*, *E. rubiginosa*, *Cypripedium calceolus* in adultem Zustande ganz ohne Pilze auszukommen vermögen. Selbst wenn es gelänge, in Wasser-, Erd- oder Sandkulturen, unter Ausschluss der Concurrenz um die Nährsalze, sie pilzfrei unbegrenzt in kräftiger Entwicklung zu erhalten, so könnte doch immer an den humusreichen natürlichen Standorten die Unterstützung von Seiten der symbiontischen Pilze von Bedeutung für ihr Bestehen sein. In noch höherem Grade dürfte dies gelten für die schwach transpirirenden Erdorchideen, die in ihrer Assimilationsfähigkeit zwar nicht geschwächt erscheinen, aber in Folge der geringen Oberflächenentwickelung des wasseraufnehmenden Organsystems die aus dem Boden zu beziehende Nahrung nicht selbstständig aufzunehmen vermögen. Wenn nun derartige Pflanzen von den symbiontischen Pilzen die Elemente, auf welche es zunächst ankam, also Stickstoff, Phosphor, Kali, Magnesia u. s. w., bereits in Gestalt von complicirten organischen Verbindungen bezogen, wobei die damit verbundene Kohlenstoffaneignung zunächst bloss

Nebensache war, so konnte als Anpassung an humusreiche, lichtarme Standorte dieselbe immer mehr in den Vordergrund treten, unter gleichzeitiger Rückbildung der ursprünglichen Assimilationsorgane bis zu deren Verkümmerung zu schuppenförmigen Niederblättern.

Zu ähnlichen Erwägungen giebt die Familie der Gentianaceen Anlass. Auch hier liegt es am nächsten anzunehmen, dass die Ausbildung des Saprophytismus von der Unselbstständigkeit in der Nährsalzversorgung ihren Ausgangspunkt genommen habe. Die an nassen Standorten gedeihenden, stark transpirirenden Menyanthoideen sind in ihrer Ernährung durchaus selbstständig, während alle von mir untersuchten Gentianoiden durch die Verpilzung der Wurzeln sich als mehr oder weniger mycotrophe Pflanzen kennzeichnen. Unsere früher mitgetheilten Untersuchungen haben es wahrscheinlich gemacht, dass auch hier die Mycotrophie im umgekehrten Verhältniss zur Transpirationsgrösse steht, insofern die auf feuchterem Boden wachsenden *Erythraea centaurium* und *Chlora perfoliata* sich viel selbstständiger erweisen als die auf trockenerem Substrat zu findenden annuellen Arten der Gattung *Gentiana*. Zum vollständigen Saprophytismus ist es, im Gegensatz zu den Orchideen, bei den Gentianeen nur bei wenigen tropischen Gattungen, z. B. *Cotylanthera*, *Leiphaimos*, *Voyriella*, gekommen. Diese stehen jetzt weniger isolirt da, nachdem man weiss, dass unserere landbewohnenden Gentianeen alle mehr oder weniger mycotroph sind, und sich in den noch chlorophyllreicheren, aber schon durch stark reducirte Blätter ausgezeichneten nordamerikanischen Gattungen *Obolaria* und *Bartonia* vermittelnde Stufen erhalten haben.

Unter den Parasiten verdient die Familie der Rhinanthaceen mit ihren verschiedenen Abstufungen des Parasitismus besondere Aufmersamkeit. Weitere Untersuchungen, wie solche von Heinricher auch bereits in Aussicht gestellt sind, müssen zeigen, ob gewisse ausdauernde *Pedicularis*-Arten, wie behauptet worden ist, sich ganz selbstständig zu ernähren vermögen. Der Beweis hierfür würde noch keineswegs geliefert sein, auch wenn es gelänge Exemplare, etwa in Töpfen, ohne Mitwirkung von anderen Gewächsen, zu kräftiger Entwickelung zu bringen und in solcher zu erhalten, da eben unter solchen künstlichen Bedingungen die in der freien Natur eine so

wichtige Rolle spielende Concurrenz ausfällt. Unter den einjährigen Rhinanthaceen fehlt es allerdings nicht an Arten, wie *Euphrasia odontites*, *E. minima*, die nach Heinricher[1]) Wurzeln und Wurzelhaare in ziemlich reichlicher Weise zu bilden vermögen, und unter besonders günstigen Umständen, wenigstens in Kulturen, eine relative Selbstständigkeit in der Ernährung erkennen lassen; doch dürften auch diese Arten in freier Concurrenz mit anderen reicher bewurzelten Gewächsen sich nicht ohne fremde Beihilfe, die nach Heinricher stets nachgewiesen werden kann, erhalten und fortpflanzen. Es leuchtet ein, dass man von solchen relativ selbstständigen Formen ausgehen muss, wenn man zum Verständniss der Entstehungsweise des Parasitismus gelangen will, welcher in dieser Familie seine extreme Ausbildung in der Gattung *Lathraea* erreicht hat.

L. Koch[2]) kam auf Grund seiner eingehenden Studien der Haustorien von *Rhinanthus minor* zu der Ansicht, dass die Gefässe des Haustoriums das von der Wirthspflanze aufgenommene, mit Nährsalzen beladene Wasser sammeln. „Auf dieses scheint es, dem Anschluss der Parasiten an das Wirthsgewebe nach zu urtheilen, fast ausschliesslich abgesehen zu sein. Demnach würde der Wirth dem angeschlossenen Schmarotzer nur die mangelnden Wurzelhaare ersetzen. Das von solchen aufgenommene Rohmaterial stellt er seinem Parasiten zur Verfügung und überlässt ihm die fernere Bearbeitung.“ Dieser Ansicht schliesst sich, unter eingehender Begründung, Heinricher an. Indem er, Pfeffer's[3]) Angaben bestätigend, älteren Angaben Bonnier's gegenüber, den Nachweis führt, dass in den Blättern der grünen, in hohem Maasse lichtbedürftigen *Rhinanthus*-Arten ein ganz reger Assimilationsprocess stattfindet, und auf die, bei Ermangelung von Wirthspflanzen, bei den strenger an solche gebundenen Arten sich einstellende Chlorose aufmerksam macht, sieht er mit Koch den Schwerpunkt des Parasitismus der grünen Halbschmarotzer darin, dass die rohen Nährstoffe durch Einbruch in die Wurzeln der dadurch oft erheblich geschädigten Wirths-

---

1) E. Heinricher. Die grünen Halbschmarotzer II. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XXXII, 1898.

2) Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen. Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. XX, p. 22.

3) Pflanzenphysiologie, 2. Auflage, Bd. I, p. 287.

pflanzen gewonnen werden. „Der Einbruch liefert zum Theil auch plastisches Material. Das Eindringen in an Reservestoffen reiche Organe kann zur Aufnahme grösserer Mengen plastischen Materials geführt und damit auch den Anstoss zur Reduction der Assimilationsorgane gegeben haben. Ein solcher Process vollzieht sich vielleicht bei *Tozzia alpina*; er ist vollständig durchgeführt bei der chlorophyllfreien Gattung *Lathraea*, deren Arten alles zu ihrem Aufbau nöthige Material den Wirthspflanzen rauben."

In einem im Jahre 1897 gehaltenen Vortrag habe ich einem ähnlichen Gedankengang Ausdruck gegeben, indem ich darauf hinwies, dass Holoparasitismus wie Holosaprophytismus die Endglieder von Entwickelungsreihen sind, die mit dem Verluste der selbstständigen Nährsalzgewinnung begonnen haben.[1])

Den von Heinricher gelieferten Beweisen für den Nährsalzparasitismus (Haloparasitismus) der grünen Rhinanthaceen lassen sich noch weitere hinzugesellen. Selbst bei anhaltend sonnigem Wetter, bei welchem die Nitratreaction, in Folge der Zerlegung der salpetersauren Salze, in den Blättern oft vermisst wird, konnte in Blättern und Stengeln verschiedener Rhinanthaceen mit Dyphenylaminschwefelsäure eine intensive Bläuung erzielt werden: *Rhinanthus major*, *Rh. minor*, *Euphrasia odontites*, *Melampyrum nemorosum*. Bei Exemplaren der ersten Art war der Nitratgehalt, nach der Intensität der Reaction zu urtheilen, um ein Erhebliches grösser als in den Blättern und Stengeln des Grases, auf dessen Wurzeln der Schmarotzer parasitirte. Diese Thatsache erklärt sich ungezwungen aus der kräftigen Wasserdurchströmung des Parasiten, die sich sowohl in der starken Transpiration dieser Pflanze, welche im abgeschnittenen Zustande rasch welkt, als in der reichen nächtlichen Wasserausscheidung offenbart. Jeden Morgen fand ich, bei Kulturexemplaren, auf den Blättern von *Rhinanthus*,

---

1) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1898. Sitzung vom 16. Juli 1897, p. 624. „Zu der mehr oder weniger weit gehenden Unselbstständigkeit in der Aufnahme und zum Theil wohl auch in der Verarbeitung der Nährsalze sind bei nicht wenigen Mycorhizenpflanzen und Parasiten die Schwächung oder gar der totale Verlust der Fähigkeit, den Kohlenstoff der Luft zu assimiliren, hinzugekommen. Ausschliessliche Mycotrophie, wie sie uns bei *Monotropa* entgegentritt, und complette, mit Clorophyllverlust verbundene Unselbstständigkeit in der Ernährung bei vielen Parasiten (*Orobanche*, *Lathraea*), sind nach dieser Auffassung die Endglieder von Entwickelungsreihen, als deren erste Stufe die bequemere Nährsalzbeschaffung mit Hilfe anderer Organismen angesehen werden kann."

Euphrasia Rostkoviana, *Melampyrum nemorosum*, grosse ausgeschiedene Wassertropfen, in denen der Zusatz von Oxalsäure einen weissen Niederschlag von Kalkoxalat veranlasste, so erhebliche Mengen von Kalk werden hier während der Nacht aus dem Blatte herausbefördert. Das schon früher berührte Fehlen von Kalkoxalat in den Blättern dieser Parasiten steht also nicht etwa mit einer geringen Nährsalzaufnahme, wie bei den obligaten Mycorhizenpflanzen, im Zusammenhang, sondern ist, wie schon früher gezeigt wurde, in derselben Weise zu erklären wie bei den ebenfalls in hohem Grade nährsalzbedürftigen Cruciferen, Fumariaceen, Papaveraceen, Gramineen u. s. w.

Eine weitere indirecte Stütze der Ansicht, welche die in Rede stehenden Rhinanthaceen ganz vorwiegend als Salzparasiten betrachtet, ergiebt sich aus der Auswahl der Wirthpflanzen, auf deren Wurzeln sie vermittelst ihrer Haustorien aufsitzen. Hierüber sind wir in Betreff verschiedener Euphrasien durch die Untersuchungen von Heinricher und v. Wettstein's genauer unterrichtet. Wie bekannt, sind es vorwiegend die Gramineen und Carices, welche hauptsächlich Wirthe für diese Schmarotzer abgeben. Aber auch auf verschiedenen Dikotylen kommen sie zur üppigen Entwickelung. So erwähnt v. Wettstein[1]) als geeignete Nährpflanzen einer *Euphrasia* ausser Gramineen, Cyperaceen und *Luzula spadicea*, noch folgende Dikotylen: *Galium polymorphum*, *Dianthus carthusianorum*, zwei *Trifolium*-Arten, *Erigeron canadense*. Heinricher[2]) zählt von dikotylen Nährpflanzen auf: *Stellaria*, *Capsella*, *Polygonum aviculare*, *Vicia sativa*, *Trifolium pratense*, *Möhringia trinervia*, annuelle *Veronica*-Arten, *Sonchus laevis*, *Epilobium roseum*, *Senecio vulgaris* u. s. w.

Alle diese Pflanzen, Mono- und Dikotylen, sind durch starke Wasserdurchströmung ausgezeichnet, Nitratreaction ist in ihren Blättern unter günstigen Verhältnissen stets zu beobachten. Sehr bezeichnend ist auch, dass Heinricher kräftige Exemplare von Euphrasien erzog, wenn als Wirthspflanzen dienten *Capsella*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus laevis*, deren Nährsalzgehalt stets ein hoher ist und deren Blätter fast jeden Morgen eine reichliche Ausscheidung von Wasser an ihren Rändern erkennen lassen.

---

1) R. v. Wettstein. Zur Kenntniss der Ernährungsverhältnisse von *Euphrasia*-Arten. Oesterr. bot. Zeitschrift 1897.

2) E. Heinricher. Die grünen Halbschmarotzer. Jahrb. für wiss. Botanik 1897 u. 1898.

Dieselbe Vorliebe für ein nährsalzreiches Substrat zeigt auch die Mistel *(Viscum album)*, welche schon auf Grund ihrer anatomischen Beziehungen zur Wirthspflanze als ein Salzparasit angesehen werden kann, indem bei ihr der Anschluss auf die trachealen Elemente, also auf die Wasserbahnen des Wirthes, beschränkt ist[1]).

Unter den Laubbäumen bevorzugt die Mistel, wie bekannt, ganz besonders *Populus nigra*, deren Aeste oft genug mit den runden Mistelbüschen wie übersät erscheinen. In anderen Gegenden sind es wieder die Apfelbäume, die von dem Parasiten besonders bewohnt werden. In Bezug auf das Vorkommen der Mistel auf anderen Holzgewächsen lauten die Angaben, je nach den Gegenden, sehr verschieden. Weit seltener als auf den genannten Arten wird der Schmarotzer nach Kerner (Pflanzenleben Bd. I, p. 190) auf *Juglans*, *Tilia*, *Ulmus*, *Robinia*, *Salix*, *Fraxinus*, *Crataegus*, *Pirus communis*, *Mespilus*, *Prunus*, *Amygdalus* und *Sorbus* beobachtet. Noch seltener sei sein Vorkommen auf *Quercus* und *Acer; Betula*, *Fagus* und *Platanus* sollen von ihm gemieden werden.

Zu wesentlich verschiedenen Ergebnissen gelangt man jedoch, wenn man nicht, wie Kerner, ein engeres Florengebiet ins Auge fasst, sondern die gesammten Daten über das Vorkommen des Strauches in Betracht zieht. Nach der dankenswerthen Zusammenstellung von Laurent[2]) ist *Viscum album* so ziemlich auf allen unseren mitteleuropäischen Bäumen und auf nicht wenigen Sträuchern gefunden worden. Unter den Laubbäumen werden, neben den gewöhnlichen Wirthen, nicht nur *Quercus* und *Acer*, sondern auch *Betula*, *Fagus*, *Carpinus*, *Alnus*, *Platanus* genannt; unter den Coniferen, neben *Pinus sylvestris* und *Abies pectinata*, auch *Picea excelsa*, *Larix europaea*, *Juniperus communis*.

Wenn also keiner unserer Bäume von dem Parasiten gänzlich gemieden zu werden scheint, ihm also sämmtliche, unter gewissen Verhältnissen wenigstens, ein geeignetes Substrat zu bieten vermögen, so müssen es besondere Nebenumstände sein, die sein üppiges Gedeihen auf gewissen Bäumen bedingen und ihn von anderen so gut wie fernhalten. Auf Grund von Studien, welche ihm gelehrt haben, dass der in Belgien „dans la zone calcaire, dans la

---

1) Vgl. Peirce. Annals of Botany 1893.

2) E. Laurent. Influence de la nature du sol sur la dispersion du gui (*Viscum album*). Bulletin de la soc. roy. de Botanique de Belgique Bd. XXIX, 1890.

zone jurassique et dans la partie orientale de la zone argilloso-sablonneuse" ziemlich verbreitete Strauch in den Ardennen sehr selten ist, und in der Campine auf sterilem Sandboden vollständig fehlt, gelangt Laurent zu der Annahme, dass der Parasit, durch Vermittelung seines Wirthes, von der Beschaffenheit des Bodens in seiner Verbreitung abhängig sei.

Ein weiterer Beleg für diese Ansicht wird weiter unten gegeben werden; vorerst sei darauf hingewiesen, dass der Gehalt des Bodens an mineralischen Nährstoffen von entscheidender Bedeutung für das Gedeihen dieses Salzparasiten zu sein scheint. Die Laubbäume, welche am häufigsten von der Mistel befallen werden, gehören zu den stark transpirirenden Holzgewächsen. Die Schwarzpappel *(Populus nigra)* gedeiht in besonderer Ueppigkeit an den Ufern von Flussläufen, die ihren Wurzeln stets neue Nährsalze zuführen; den auf weniger feuchtem Substrate wurzelnden Apfelbäumen werden die Salze durch Düngung zugeführt. Beachtet man das Vorkommen der Mistel auf anderen Bäumen, die sie mehr gelegentlich bewohnt *(Acer, Tilia, Robinia, Fraxinus, Betula)*, so wird man besonders Alleebäume oder in Gärten auf gedüngtem Boden stehende Exemplare bevorzugt finden[1]). Wenn nun aber gewisse Baumarten, selbst wenn sie auf nährstoffreicherem Boden stehen, den Parasiten mit äusserst seltenen Ausnahmen entbehren, wie dies bei *Fagus, Carpinus, Aesculus* der Fall ist, so mag dies wenigstens mitbegründet sein in der geringen Nährsalzzufuhr zu den Blättern, welche man, wie wir früher schon gesehen haben, bei diesen Bäumen auch nitratfrei findet unter Umständen, wo andere in demselben Substrat wurzelnde Holzgewächse reichlich damit versehen sind.

Von unseren Coniferen werden, in gewissen Gegenden wenigstens, *Pinus sylvestris* (z. B. in der Mark Brandenburg), *P. austriaca*

---

1) Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft darf bei der Erklärung der Verbreitung der Mistel nicht unberücksichtigt bleiben. In der Umgegend von Jena fehlt in der Sohle des Saalthales und an den trockeneren sonnigen Berghängen die Mistel fast vollständig obwohl ihr zusagende Bäume, besonders Apfelbäume, in zahlreichen Exemplaren vorhanden sind. Ziemlich verbreitet ist sie dagegen in den feuchteren Seitenthälchen und an den hier ebenfalls feuchteren Berghängen. Der reiche Besatz mit Laub- und Strauchflechten an den Zweigen der misteltragenden Apfelbäume, im Gegensatz zur Flechtenarmuth der mistelfreien Exemplare der Thalsohle, zeigt unverkennbar, dass dieser Schmarotzer, wenigstens im Keimlingsstadium, wo er noch kein Wasser aus dem Wirth beziehen kann, gleich wie die Flechten auf eine grössere Luftfeuchtigkeit, resp. häufigere Benetzung durch Regen oder Thau, angewiesen ist.

(im Wiener Walde), *Abies pectinata* in vielen Gebirgsgegenden mehr oder weniger häufig von besonderen Varietäten der Mistel bewohnt. Es fehlt mir an Erfahrungen über die nähere Beschaffenheit der Standorte, an welchen die misteltragenden Kiefern vorkommen, aber ich möchte auch hier vermuthen, dass diese letzteren vor anderen mistelfreien Exemplaren den Vorzug einer kräftigeren Ernährung mit Nährsalzen voraus haben. Nach eigenen Beobachtungen in der Umgegend von Baden-Baden scheint dieser Umstand für die Verbreitung von *Viscum* auf *Abies pectinata* maassgebend zu sein. Dort ist dieser Parasit keineswegs gleichmässig in den ausgedehnten Tannenwäldern verbreitet, sondern er findet sich vorzugsweise, und meist in grosser Häufigkeit, auf den Bäumen der die Umgegend beherrschenden Porphyrkuppen, besonders in der Nähe von steil aufragenden Felspartien und der dieselben krönenden Schlossruinen.

In den Waldungen, deren Untergrund aus Sandstein besteht, muss man dagegen oft zahlreiche Baumkronen durchmustern, bevor man vereinzelte Büsche des Schmarotzers entdeckt; am ehesten begegnet man ihm hier noch auf vorgeschobenen Bäumen des Waldrandes. Die mistelreichen Tannen finden sich nun zwar alle an Standorten, die für die Besiedelung mit Samen besonders günstig gelegen sind, da Drosseln und andere von Mistelbeeren sich ernährende Vögel mit Vorliebe frei situirte Bäume besuchen, und nach Genuss des Fruchtfleisches die Samen an den Zweigen abstreifen. Neben diesen günstigen Ansiedelungsbedingungen muss jedoch noch ein anderer Umstand, nämlich die reichere Nährsalzzufuhr zu den Tannenkronen, in Betracht gezogen werden. Günstig wirkt in dieser Beziehung an den geschilderten, mistelreichen Standorten zunächst die geognostische Unterlage, indem der Porphyr ein weit nährkräftigeres Substrat als der Sandstein abgiebt. Ein jeder Naturbeobachter weiss ausserdem, dass an den erwähnten Oertlichkeiten ein besonders reiches Thierleben entwickelt ist. Es dienen die Kronen exponirter Bäume, die eine weite Umschau gestatten, den verschiedenartigsten Thieren, besonders Krähen und Raubvögeln, zum Aufenthalt, welche letztere hier ihre Beute zu verzehren pflegen, deren Abfälle zusammen mit den Excrementen dem Boden reiche Düngung zuführen. Sprechender Beweis hierfür ist das üppige Gedeihen von allerlei Kräutern im Schatten dieser misteltragenden Tannen. Die Diphenylaminprobe, welche nach mehreren schönen sonnigen Septembertagen mit den Blättern verschiedener Pflanzen vorgenommen wurde, ergab eine intensive Blau-

färbung, zum Beispiel für *Galeopsis tetrahit*, *Digitalis purpurea*, *Sambucus racemosa*, *Rubus idaeus*, *Rumex obtusifolius*, *Teucrium scorodonia*. Es war also hier ein Vorrath von Nitraten im Boden vorhanden, der auch den Tannen sammt ihren Parasiten zu Gute kommen musste. Der directe Nachweis der Salpetersäure, der bei auf Apfelbäumen wohnenden Misteln, namentlich im März, wiederholt geführt werden konnte, gelang allerdings hier ebensowenig mit den Blättern von *Viscum* als mit denen der Edeltanne. Für die beträchtliche Verarbeitung von Nährsalzen sprachen aber auch hier die grossen Kalkoxalatdrüsen und der hohe Aschegehalt der Blätter.

Wolff (Aschenanalysen p. 146) giebt für die Blätter einer auf Apfelbaum gewachsenen Mistel einen Rohaschegehalt von 10,28 % an; ich selbst fand bei einjährigen Blättern eines auf *Abies pectinata* gewachsenen Exemplars 8,00 %, bei dreijährigen Blättern desselben Strauches nicht weniger als 14,58 %, während der Aschegehalt dreijähriger Nadeln des Zweiges, auf welchem der Schmarotzer aufsass, bloss 1,98 % betrug, also über sieben Mal geringer war. Diese Thatsachen sind nach mehr als einer Seite von Interesse. Zunächst bekräftigen sie die Ansicht, nach welcher die Mistel bloss als ein Salzparasit zu betrachten ist; ferner geht aus ihnen hervor, in welch hohem Grade der Parasit, durch Entziehung von Nährsalzen, seinen Wirth schädigen muss.

Das Gedeihen einer Pflanze, deren hohes Nährsalzbedürfniss so evident ist, auf der Tanne, wie auf verschiedenen anderen Bäumen, die wie *Pinus*, *Acer*, *Tilia* u. s. w., zu den Mycorhizenbäumen gezählt werden müssen, beweist ausserdem, ganz abgesehen von anderen Gründen, dass bei diesen Gewächsen die Verarbeitung der Salze in den symbiontischen Pilzen nur eine partielle sein kann, und spricht mit anderen früher erörterten Thatsachen dafür, dass jene Bäume zu den facultativ mycotrophen Pflanzen zu zählen sind.

Der beträchtliche Schaden, den die Mistel durch Entziehung von Nährsalzen ihrem Wirthe zufügt, ergiebt sich schon aus ihrem hohen Aschegehalt, wobei noch besonders zu berücksichtigen ist, dass die Asche des Parasiten fast durchweg aus werthvollerem Material zusammengesetzt ist als diejenige der Tannennadeln. Nach Wolff's Zusammenstellungen (p. 126 u. 146) finden sich in hundert Theilen Reinasche der entsprechenden Organe

der Tanne:	8,70 KO,	7,03 MgO,	66,54 CaO,	4,48 P_2O_5,
der Mistel:	25,83 „	12,22 „	29,58 „	22,38 „

Bei *Viscum* sind also die für die Ernährung werthvolleren Elemente, Kalium, Magnesium, Phosphor, in weit höheren Procenten vertreten als bei der Tanne, bei welcher der hohe Gehalt des an sich ziemlich werthlosen Kalkes auffällt. Die angeführten Resultate von Aschenanalysen beziehen sich allerdings nicht auf Blätter, die ihren Nährsalzbedarf demselben Substrat entzogen hatten; andererseits besitzen wir von Reinsch[1]) Angaben über den Aschegehalt einer Mistel und der Wirthspflanze (*Pinus sylvestris)*, auf der sie gesessen hatte, welche ebenfalls für den Parasiten höhere Procentsätze der werthvolleren Aschebestandtheile enthalten:

Pinus:	7,66 KO,	8,34 MgO,	40,34 CaO,	4,61 P_2O_5,
Viscum:	22,03 „	11,72 „	21,74 „	14,08 „

Da die an Eisen gebundene Phosphorsäure von Reinsch besonders aufgeführt wird und der Gehalt der Asche an Eisenphosphat für *Pinus* (9,60) grösser ist als für *Viscum* (6,50), so ist der Unterschied im Phosphorsäuregehalt der beiden Pflanzen thatsächlich geringer als in der obigen Aufstellung. Immerhin übertrifft aber die Mistel ihre Wirthspflanze noch um ein Beträchtliches durch den höheren Gehalt an diesem wichtigen, meist spärlich vorhandenen Nährsalze.

Kehren wir nach diesen Abschweifungen zum Vergleich der chlorophyllführenden Parasiten mit den obligaten Mycorhizenpflanzen zurück, so finden wir, dass die Aehnlichkeit fast nur in der Abhängigkeit von anderen Lebewesen und der damit verbundenen Unselbstständigkeit besteht. Im Einzelnen sind es mehr die Unterschiede als die Uebereinstimmungen im Bau und in den Eigenschaften der Vegetationsorgane, die sich dem prüfenden Blicke offenbaren. In beiden Fällen sind es nach unserer Auffassung die Schwierigkeiten im Nährsalzerwerb gewesen, die zum Aufgeben der Selbstständigkeit Veranlassung gegeben haben. Von diesem gemeinsamen Ausgangspunkt hat aber die Entwickelung in beiden Gruppen zunächst verschiedene Bahnen eingeschlagen. Bei den Rhinanthaceen hat sich die starke Wasserdurchströmung autotropher Gewächse erhalten, nur wird der Bedarf an Wasser und gelösten Salzen nicht selbstständig, sondern durch Vermittelung der Wirthspflanzen gedeckt. Das Wurzelwerk ist schwach entwickelt, trägt

1) P. Reinsch. Beiträge zur chemischen Kenntniss der weissen Mistel. Erlangen, 1860.

aber als Ersatz die die fremden Wurzeln abzapfenden Haustorien. Bei den grünen Rhinanthaceen deutet der ganze Bau auf starke Wasserdurchströmung. Die Blätter welken und vertrocknen sehr rasch; bei nicht wenigen Arten (*Rhinanthus minor*, *Euphrasia minima*, *E. salisburgensis*, *Bartsia alpina)* wird beim Assimilationsprocess bald Stärke in den Chlorophyllkörnern abgelagert. Dass auch während der Nacht, bei herabgesetzter Transpiration, die Wasserdurchströmung eine sehr intensive ist, beweisen die grossen an mineralischen Excreten reichen Wassertropfen, die jeden Morgen an den Spreiten haften. Auf die überaus reiche Nährsalzversorgung der Rhinanthaceen, für welche die auffallende Schwächung ihrer Nährpflanzen (vgl. die Zusammenstellung von Heinricher, l. c. p. 422 u. ff.) einen deutlichen Maassstab abgiebt, ist es wohl zurückzuführen, dass viele einjährige Arten nicht nur in wenigen Wochen ihren ganzen Lebenslauf durchmachen, sondern auch eine, im Verhältniss zu ihrem Laubwerk, beträchtliche Anzahl von relativ grossen Samen zur Ausbildung bringen.

Wie verschieden das Gebahren der passendsten Vergleichsobjecte aus der Gruppe der obligaten Mycorhizenpflanzen, wir meinen die einjährigen, oft genug in Gesellschaft von Rhinanthaceen anzutreffenden Enziane! Die verschiedenen Mittel zur Hebung der Wasserdurchströmung, die wir dort, selbst noch bei der holoparasitischen *Lathraea* gefunden haben, sind gewissermaassen in ihr Gegentheil umgekehrt. Die Wasserleitungsröhren sind schwach entwickelt, Wasserspalten fehlen, die Blätter welken und vertrocknen langsam, und die Entwickelung nimmt im Gegensatz zu anderen einjährigen Pflanzen, insbesondere auch den Rhinanthaceen, relativ lange Zeit in Anspruch. Nur die verhältnissmässig grosse Zahl der allerdings winzigen Samen haben sie mit den annuellen Rhinanthaceen gemein.

Die hervorgehobenen Unterschiede lassen sich ungezwungen mit den verschiedenen Leistungen der Symbionten verknüpfen: Während der grüne Parasit von seinem Wirthe mit rohen Nährsalzen versorgt wird, bezieht die obligat mycotrophe Pflanze von dem symbiontischen Pilze entweder keine oder doch nur wenig Rohstoffe, sondern aus diesen hergestellte organische Verbindungen, wobei es für unsere Fragestellung gleichgiltig ist, wie und woher sich der Pilz dieselben angeeignet hat. Sehr lehrreich ist von diesem Gesichtspunkte aus der Vergleich des Aschegehalts der grünen Parasiten mit demjenigen der obligaten Mycorhizenpflanzen. Während

derselbe bei diesen zwischen etwa 4 und 8% schwankt, ergaben sich für die Ende Juli gesammelten Blätter von *Melampyrum pratense* 18,88% und *M. nemorosum* 19,23% Asche, wobei noch zu berücksichtigen ist, dass die Blätter der genannten Arten eine reichliche Wasserausscheidung zeigen und mit dem Wasser zugleich gelöste mineralische Substanzen nach aussen schaffen. Bei dem wasserspaltenlosen *Thesium montanum* betrug der Aschegehalt zur selben Zeit nicht weniger als 24,11%. Selbst bei dem xerophilen *Viscum album* übertrifft er mit 14,58% um ein Beträchtliches denjenigen der obligat mycotrophen Gewächse.

Carnivore Pflanzen.

Der Vergleich der Mycorhizenpflanzen mit den carnivoren Gewächsen ist schon von Frank (Lehrbuch p. 267) aufgenommen worden, wenigstens in Betreff der entotrophen Mycorhizen, welche er geradezu als Pilzfallen und die damit versehenen Pflanzen als pilzverdauende bezeichnet.

Gleichwie an dem Wurzelwerk parasitischer Gewächse (Rhinanthaceen, *Thesium*) niemals eine Spur von ächter Mycorhizenbildung wahrgenommen werden konnte, so sind auch die Wurzeln der Carnivoren davon völlig frei. Weder bei *Drosera*, noch bei *Pinguicula*[1]) und *Saracenia*[2]) konnten sie aufgefunden werden, und auch bei *Nepenthes* hat Janse (l. c., p. 92) auf der Insel Java vergebens danach gesucht. Carnivorie und Mycotrophie scheinen sich also gegenseitig auszuschliessen, ein Umstand, der nicht ohne Bedeutung ist bei der Beurtheilung der beiderlei Einrichtungen, die offenbar ähnlichen Bedürfnissen entsprungen sind.

Im Gegensatz zu den obligaten Mycorhizenpflanzen, die sich alle durch eine relativ geringe Wasserdurchströmung kennzeichnen, ist bei den Carnivoren für eine solche gut gesorgt. Die Zahl der Wurzeln ist zwar gering, aber sie führen, zumal bei *Drosera* und *Pinguicula*, zahlreiche lange farblose Wurzelhaare, und auch bei *Nepenthes* sind sie von einem dichten braunen Haarfilz, vergleichbar demjenigen der Farne, bedeckt. Die erheblichen Flüssigkeitsmengen, die in den verschieden ausgebildeten Fangapparaten

1) Vergl. Schlicht (l. c., p. 499) und Hoeveler (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIV, 1892).

2) Mac Dougal, Symbiontic Saprophytism. Annals of botany, 1899, p. 30.

von *Drosera*, *Pinguicula*, *Nepenthes*, zur Ausscheidung gelangen, sprechen für eine kräftige Wasserversorgung. Die Ausbildung der Insectivorie kann also nicht, wie diejenige der Mycotrophie, auf geringer Wasserdurchströmung basiren, wohl aber, was schliesslich auf dasselbe hinausläuft, auf zu geringer Nährsalzzufuhr. Nährsalzarmuth dürfte es also gewesen sein, welche die so mannigfaltigen, zum Theil höchst complicirten Einrichtungen gezüchtet hat. Wie dies im Einzelnen vor sich gegangen sein mag, entzieht sich wohl für immer unserer Beurtheilung, da wir nur die jetzigen Endglieder und nicht die vermittelnden Stufen des langen Züchtungsprocesses kennen, welche den Uebergang von den selbstständig sich ernährenden Stammpflanzen zu den jetzigen Carnivoren gebildet haben.

Die Carnivoren finden sich, wie bekannt, in der Regel auf nährsalzarmem Substrate. Es gilt dies sowohl für die submersen Utricularien, *Aldrovanda*, die in Torfgräben und Sümpfen auf steriler Unterlage angetroffen werden, als für die auf nassem Boden gedeihenden Arten der Gattungen *Drosera*, *Dionaea*, *Pinguicula*, *Saracenia* u. s. w. Auch die Arten der Gattung *Nepenthes*, welche nicht bloss auf stets nassem Boden wurzeln, sind ebenfalls vorzugsweise Bewohner steriler Substrate. In Westjava traf ich nur eine Art auf dem nährkräftigen Erdreich der Vulkane und zwar nur an vereinzelten Stellen, im schattigen Walde, in feuchten Schluchten und auf sonnigen Bergkuppen. Auf dem mageren Boden der Umgegend von Singapore sind dagegen mehrere Arten sehr verbreitet. Hans Hallier[1]), dem wir manche wichtige Beobachtungen über die Standortsbeschaffenheit von Tropenpflanzen verdanken, fand auf Borneo verschiedene *Nepenthes*-Arten (z. B. *N. ampullaria*, *N. Rafflesiana*, *N. bicalcarata*, *N. albo-marginata*) in Gesellschaft von Xerophyten auf magerem Sand und Lehm. Diese Mittheilungen dürften desshalb nicht überflüssig sein, weil verschiedene Forscher, welche *Nepenthes* an ihren heimathlichen Standorten zu beobachten Gelegenheit gehabt haben, den Nutzen des Thierfangs als einigermassen problematisch hinstellen.

Haberlandt[2]), dem die geringe Zahl von Insectenresten in den Kannen wildwachsender Exemplare aufgefallen war, meint, dass diese geringe Ausbeute nicht ganz im Verhältniss stehe zu

1) Naturwiss. Wochenschrift, Bd. XI, No. 8.

2) G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise, 1893, p. 228.

dem Aufwand an Mitteln, durch welche dieses Ergebniss erzielt werde. Ohne die Bedeutung des Insectenfangs zu Ernährungszwecken in Abrede zu stellen, ist er doch geneigt, die höchst complicirten Einrichtungen dieser Pflanzen zu den halbüberflüssigen „Luxusanpassungen“ zu rechnen, eine Auffassung, welcher auch Massart[1]) sich anschliesst. Goebel[2]) äussert sich ebenfalls sehr zurückhaltend in Betreff der Bedeutung des Thierfangs: „Die Insectivorie ist den betreffenden Pflanzen zwar nützlich, aber nicht unentbehrlich, und keinesfalls verleiht sie ihnen im Kampf ums Dasein ein Uebergewicht über diejenigen Pflanzenformen, welche dieselbe nicht besitzen. Auch sind die Standorte, welche die Insectivoren bewohnen, keine solchen, wo ein starker Wettbewerb der Pflanzenformen stattfände . . .“

Allen diesen Angaben gegenüber ist zu bemerken, dass der angebliche geringe Nutzen oder gar die völlige Entbehrlichkeit des Thierfangs bisher für keine einzige Carnivore bewiesen worden sind. Laboratoriumversuche können über diese, wie über so viele andere ähnliche biologische Fragen nicht entscheiden. Denn wenn es auch möglich sein sollte, die verschiedenen Carnivoren ohne jede Spur von animalischer Nahrung, bloss durch Zufuhr von Nährsalzen, zur völlig normalen Entwickelung zu bringen, so wäre damit nur gezeigt, dass unter Bedingungen, wie sie in der Natur nicht verwirklicht sind, diese Pflanzen sich zu erhalten vermögen. Sorgen wir aber bei derartigen Kulturen nicht für Sauberhaltung des Substrates, so werden *Drosera*, wie *Pinguicula*, bald von Gräsern und anderen Kräutern unterdrückt. Wie schwer *Utricularia* und *Aldrovanda*, selbst in verdünnten Nährlösungen, zu halten sind, weiss jeder, der sich mit der Kultur dieser Pflanzen befasst hat. Bald werden sie von verschiedenen Algen, namentlich von *Cladophora*, derart überwuchert, dass nur eine fortdauernde Säuberung sie vor völliger Unterdrückung zu bewahren vermag. Zu erfreulichem Gedeihen bringt man diese Pflanzen nur in Behältern mit Regenwasser und gleichzeitiger Fütterung mit kleinen Thieren.

Auch die Ansicht Goebel's, wonach die Standorte, welche die Insectivoren bewohnen, keine solche sein sollen, wo ein starker Wettbewerb der Pflanzenformen stattfindet, ist keineswegs stichhaltig. Es ist allerdings richtig, dass der Kampf ums Licht, den

1) Massart, Un botaniste en Malaisie. Gand 1895, p. 253.

2) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. Insectivoren p. 211.

man bisher fast immer in zu einseitiger Weise in den Vordergrund derartiger Betrachtungen gestellt hat, dort, wo die Carnivoren gefunden werden, eine geringere Rolle spielt als an vielen anderen Standorten. Um so heftiger aber muss sich auf einem an Mineralstoffen armen Hochmoore der Kampf um die Nährsalze entspinnen. Durch verschiedenartige Anpassungen sind die Bewohner dieser und ähnlich steriler Formationen befähigt, diesen Kampf erfolgreich zu bestehen. Neben der Carnivorie und dem Wurzelparasitismus (z. B. bei *Pedicularis sylvatica*) spielt hier die Mycotrophie eine hervorragende Rolle (Ericaceen, Vacciniaceen, *Empetrum*) und die autotrophen Gefässpflanzen, welche andere Wesen nicht direct auszunutzen verstehen (Equisetaceen, Cyperaceen, Gramineen, Juncaceen) sind mit überaus kräftigem, eine starke Wasserdurchströmung ermöglichendem Wurzelwerk versehen. Die Laubmoose endlich, welche einen so wichtigen Bestandtheil der Moorflora ausmachen, insbesondere die *Sphagna*, sind, zum Theil wenigstens, des im Substrat sich abspielenden Kampfes um die Salze enthoben, dank der capillaren Wasserbewegung, die an ihrer Oberfläche und in ihrem Inneren vor sich geht. Ihnen werden die aus nie fehlenden kleinen Thierleichen und thierischen Excrementen und verwesenden Pflanzen frei werdenden Nährstoffe, sowohl durch die Massenbewegung des sie benetzenden Wassers, wie auch durch langsame Diffusion in dem letzteren zugeführt.

Bei den Carnivoren ist, worauf schon Darwin in seinem grundlegenden Werke hingewiesen hat, die Nährsalzaufnahme durch die Wurzeln mehr oder weniger überflüssig geworden dadurch, dass die zu ihrer Ernährung nothwendigen Elemente in Gestalt von organischen Verbindungen gewonnen werden, die sie aus den Leibern der gefangenen Thiere entnehmen. Hiermit harmonirt durchaus der geringe Aschegehalt der Blätter der von mir untersuchten Carnivoren, welche ganz ähnliche Zahlen aufweisen als die obligaten Mycotrophen. Die im März vorgenommene Prüfung vorjähriger, noch ganz gesunder Blätter von *Darlingtonia californica* ergab einen Aschegehalt von 4,11 %. Gleichfalls gering erwies sich derselbe bei *Nepenthes*-Blättern, die ich bei Singapore und in Westjava an ihren natürlichen Standorten eingesammelt hatte. Zur Einäscherung diente jedesmal ein ganzes Blatt, nach vorheriger Entfernung der im Grund der Kanne vorhandenen chitinösen Thierreste.

gedeihen also unter solchen Bedingungen diese Gewächse auch bei ausbleibender oder doch sehr zurücktretender Carnivorie, wohl in Folge des Umstandes, dass hierfür, durch die ergiebigere Transpiration mit entsprechender Nährsalzzufuhr, ein hinreichender Ersatz geschaffen wird. Dieser Ersatz ist aber erst bei der erwachsenen Pflanze, die sich mehr oder weniger hoch über das meist dumpfe Substrat erhebt, möglich und nicht bei den winzigen Keimpflänzchen, die, aus sehr kleinen Samen hervorgegangen (vergl. Goebel, l. c., p. 98), dann auch nach den Kotyledonen sofort Schlauchblätter von eigenthümlicher Gestalt bilden, so dass also schon in frühester Jugend für die Erwerbung thierischer Nahrung gesorgt ist.

Wenn es bei den Carnivoren beim Fang und der Verwerthung der Thierleiber auf einen Ersatz für die fehlende oder doch zu geringe Nährsalzzufuhr ankommt, so wird man zugeben müssen, dass die bisherige Auffassung der Carnivorie eine etwas einseitige ist, insofern man fast ausschliesslich Gewicht auf den Gewinn von stickstoffhaltigen Substanzen gelegt hat. Bekanntlich sind aber die Hochmoore nicht nur arm an assimilirbaren Stickstoffverbindungen, sondern auch an anderen wichtigen mineralischen Nährstoffen, besonders an Kali und Phosphorsäure. Es ist daher vorauszusehen, dass die Carnivoren ihren Bedarf an diesen wichtigen Nährstoffen ebenfalls aus den gefangenen Thieren decken. Dieser Punkt verdient bei erneuten Untersuchungen über die Verwerthung der animalischen Nahrung eingehende Berücksichtigung.

XIV. Vertheilung der autotrophen und mycotrophen Pflanzen nach Standorten.

Obwohl im Lauf dieser Studie schon wiederholt auf die Standortsverhältnisse der mycotrophen Gewächse im Gegensatz zu den autotrophen hingewiesen worden ist, so dürfte es doch aus pflanzengeographischem Interesse gerechtfertigt sein, theils recapitulirend, theils ergänzend, nochmals kurz auf die Standortsfrage einzugehen.

Relative Nährsalzarmuth, welche nach unserer Ansicht die Ausbildung der Mycotrophie, wie auch der Insectivorie und des Parasitismus, veranlasst hat, charakterisirt auch die Standorte, an

welchen die Mycotrophie in den Vordergrund tritt, während bei zunehmendem Vorrath an mineralischen Nährstoffen die Wurzelverpilzung seltener wird. Fassen wir zunächst die Verbreitung der selbstständig sich ernährenden Pflanzen ins Auge, so finden wir dieselben in grösster Arten- und Individuenzahl in und an Wasserläufen, vorausgesetzt, dass dieselben nicht unmittelbar aus Hochmooren entspringen. Das Vorherrschen von autotrophen Gewächsen gilt für die Wasserläufe in ihrer ganzen Ausdehnung. In dem Unterlaufe der Flüsse dominiren an den Ufern von krautigen Gewächsen unter anderen die Equiseten, Cyperaceen, Juncaceen, Gramineen, Arten der Gattungen *Polygonum*, *Epilobium*, verschiedene Cruciferen, Umbelliferen und Labiaten; von Bäumen treten die *Salices*, *Populus nigra*, *Alnus glutinosa* in den Vordergrund. Es sind dies alles Pflanzen, bei welchen Mycorhizenbildung entweder gänzlich fehlt oder doch sehr zurücktritt. An diesen Standorten ist das Substrat mehr oder weniger reich an Nährsalzen, welche sich die durch grosse Wasserbilanz ausgezeichneten Uferpflanzen nutzbar zu machen verstehen. Hier ist auch die Zahl der annuellen Gewächse, welche ihren Entwickelungsgang im Laufe des Sommers durchlaufen, eine relativ grosse. Auf den schlammigen oder sandigen Ufern, die bei Hochwassern überfluthet und umgearbeitet werden, finden sie ein zur Ansiedelung geeignetes Substrat und haben hier weniger als an vielen anderen Orten, unter der Concurrenz mit ausdauernden Pflanzen zu leiden. Steigen wir stromaufwärts von der Ebene ins Gebirge, so finden wir die Ufer der Bäche und Rinnsale ebenfalls ganz vorzugsweise von mycorhizenfreien Pflanzen bewohnt, unter welchen wir bloss an die Equiseten und Farne, die Cyperaceen, Juncaceen, Gramineen, an *Cardamine*, *Nasturtium*, *Impatiens*, *Chrysosplenium*, *Lychnis diurna*, *Malachium*, *Stellaria fontana* erinnern. In den höheren Gebirgen treten zu manchen der genannten verschiedene ebenfalls mycorhizenfreie Saxifragen und Epilobien hinzu.

Auch an anderen, eher feuchten als eigentlich nassen Standorten des Hochgebirges bilden autotrophe Gewächse den Hauptbestandtheil der Gefässpflanzenvegetation. In den Alpen sind es besonders die vor der Sonne mehr oder weniger geschützten Höhlungen zwischen Felstrümmern, welche ihnen geeignete Bedingungen gewähren. Die alpinen Farne, Saxifragen, Alsineen und Cruciferen, *Oxyria digyna*, sind hier der Concurrenz mit den Gräsern und Cyperaceen mehr oder weniger entrückt; die an den

beschatteten Standorten beeinträchtigte Transpiration wird ausgeglichen durch die mächtige Secretion von Wassertropfen, die man an solchen Stellen, oft noch in den Nachmittagsstunden, an den Blättern auffinden kann. An sonnigen Berghängen, auf anstehendem Gestein, wie auch auf dem ähnliche Bedingungen bietenden Gemäuer, wo die Concurrenz in Folge der Trockenheit geringer ist, wachsen die xerophilen Autotrophen aus den Gattungen *Silene*, *Dianthus*, *Sedum*, *Sempervivum*.

Auch im Hügellande und in der Ebene sind es ähnlich beschaffene, relativ humusarme Standorte, wo das Substrat nur theilweise von Vegetation bedeckt ist und wo vor Allem die perennen Gräser zurücktreten, die vielen autotrophen Pflanzen die geeigneten Existenzbedingungen bieten und zwar sowohl an schattigen als an sonnigen Stellen. Selbst die einjährigen Gewächse, welche innerhalb einer Vegetationsperiode so viele Salze aufnehmen müssen, als sie zu ihrem eigenen Aufbau und zur Ausstattung ihrer meist zahlreichen Samen bedürfen, bilden an solchen Orten einen nicht unbeträchtlichen Theil der Vegetation: *Draba verna*, *Alyssum calycinum* und andere Cruciferen, *Holosteum umbellatum*, *Cerastium*-, *Veronica*- und *Myosotis*-Arten, verschiedene Gräser.

Wo eine geschlossene Narbe von ausdauernden Gräsern und anderen Kräutern vorkommt oder der Boden reich an Humus und nicht fortwährend durchfeuchtet ist, da fehlen die autotrophen Annuellen fast vollständig. Was von einjährigen Gewächsen hier vorkommt, ist des Kampfes um die Nährsalze mehr oder weniger enthoben: die salzparasitischen Rhinanthaceen durch Entnahme der mineralischen Nährstoffe von anderen mit kräftigem Wurzelwerk versehenen Gewächsen, die mycotrophen Enziane, *Linum catharticum* durch Ausbeutung der symbiontischen Pilze.

Die obligaten Mycorhizenpflanzen stehen im schroffsten Gegensatz zu den autotrophen Gewächsen, insbesondere zu den Ruderalpflanzen. Während letztere sich nur bei stets erneuter Zufuhr von Nährsalzen zu halten vermögen, finden sich die Mycorhizenpflanzen in grösster Arten- und Individuenzahl auf mit mineralischen Nährstoffen spärlich versehenen Substraten, ja eine Zunahme des Nährsalzgehalts im Boden, welcher die autotrophen Gewächse begünstigt, kann ihnen geradezu verhängnissvoll werden, wie dies das bekannte Verschwinden von Orchideen, Enzianen aus gedüngten Wiesen deutlich genug zeigt. Es lässt sich allerdings nicht ent-

scheiden, ob das Verschwinden solcher mycotrophen Gewächse in Folge der Düngung bloss auf Ueberwucherung durch andere, in ihrem Wachsthum geförderte Gewächse zurückzuführen ist oder ob die Düngung direct schädigend einwirkt. Letzteres scheint allerdings nach den Untersuchungen von Graebner[1]) der Fall zu sein bei *Calluna vulgaris*, deren Wurzeln nur in überaus verdünnten Nährlösungen fortkommen sollen. Dafür sprechen auch die Erfahrungen der Gärtner, welche bei der Düngung der verschiedenen Ericaceen, von *Gentiana acaulis* mit grosser Vorsicht verfahren und das früher erwähnte Verschimmeln von Ophrydeen in Folge des Begiessens des Bodens mit Nährlösungen.

Wenn einerseits die Unfähigkeit, sich auf nährsalzreichen Substraten zu halten, gewisse mycotrophe Gewächse von manchen Oertlichkeiten ausschliesst, so bringt es andererseits die bei ihnen entwickelte Fähigkeit, auch sehr nährstoffarme Substrate vermittelst der symbiontischen Pilze auszunutzen, mit sich, dass unter gewissen extremen Verhältnissen Pflanzenassociationen entstehen, die fast ausschliesslich aus mycotrophen Gewächsen zusammengesetzt sind. Fast noch mehr als in Haiden und Hochmooren können derartige Vergesellschaftungen im geschlossenen schattigen Walde, auf relativ trockenem, humusreichem Boden sich heranbilden, also an Oertlichkeiten, von welchen der mit den Pilzen zu bestehende Kampf fast alle autotrophen Gefässpflanzen ausschliesst.

In charakteristischer Ausbildung findet sich eine derartige Mycotrophengesellschaft, unfern von Jena, in einem auf der Höhe, unweit von Vollradisroda stehenden, geschlossenen, hochstämmigen Fichtenwalde. Die Kronen der gleichaltrigen Bäume schliessen so eng aneinander, dass von oben her nur gedämpftes Licht auf den dicht mit Nadelstreu bedeckten Waldboden zu gelangen vermag; etwas mehr Licht erhält die Waldstelle von Westen her, wo sie von einer breiten Chaussee durchzogen wird. In einiger Entfernung von letzterer hören die Gräser, Erdbeeren und andere vorwiegend autotrophen Kräuter fast vollständig auf, um den mycotrophen den Platz zu räumen. Anfangs Juli lässt sich hier ein nicht geringer Bruchtheil unsererer obligaten, schattenliebenden Mycorhizenpflanzen, auf einem verhältnissmässig kleinen Raume vereinigt, theils blühend,

1) P. Graebner, Studien über die norddeutsche Haide. Engler's botan. Jahrbücher, Bd. XX, 1895, p. 646.

theils fruchtend beobachten. Am auffälligsten sind zu dieser Jahreszeit die gelblichen Blüthenstände der holosaprophytischen *Monotropa*, die in hunderten von Exemplaren vorhanden ist. Dazwischen stehen, bald vereinzelt, bald zu kleinen Gruppen vereinigt, die durch ihre lichtgrünen Fruchtknoten auffälligen, längst verblühten Pflänzchen von *Corallorhiza innata*. Von mycotrophen Gewächsen mit assimilationskräftigen Laubblättern treten meist schaarenweise auf *Pirola uniflora*, *P. secunda*, *P. chlorantha*, *Goodyera repens* und mehr vereinzelt *P. rotundifolia*. Was von anderen grünen Pflanzen sich sonst noch findet, kümmerliche Exemplare von *Viburnum lantana*, *Veronica officinalis*, Keimlinge von *Sorbus aucuparia*, *Fagus sylvatica*, zeigt ebenfalls reich verpilzte Wurzeln. Die gesammten hier vorkommenden Gefässpflanzen sind, mit Einschluss der den Charakter des Standorts bestimmenden Fichte, allerdings in verschiedenem Grade auf die Mithilfe von Pilzen bei ihrer Ernährung angewiesen. Ein hiervon abweichendes Verhalten zeigen, so weit meine Erfahrungen reichen, die hier ebenfalls gedeihenden Laubmoose, deren eigenthümliche Wasserversorgung es ihnen gestattet mit ihrer ganzen Oberfläche die Nährsalze aufzunehmen, und die in Folge dessen des Kampfes mit den Pilzen mehr oder weniger enthoben sind. Das hier, wie auch sonst in Wäldern, besonders üppige Gedeihen vieler Laubmoose am Grunde von Baumstämmen und auf abgestorbenen Baumstrünken erklärt sich wohl aus der hier reichlicher eintretenden Düngung. Ueber den Waldboden hervorragende Gegenstände werden nämlich mit Vorliebe von Thieren besucht, und das bei stärkeren Regengüssen an den Stämmen herabrieselnde Wasser führt die an den Zweigen und Blättern haftenden thierischen Abfallstoffe mit sich und leitet sie direct den am Fuss der Bäume angesiedelten Moosen zu.

Die oben geschilderte, fast ausschliesslich aus Mycotrophen bestehende Gefässpflanzengenossenschaft wird stellenweise unterbrochen, dort wo durch das Absterben oder die Entfernung eines Baumes eine offene Lücke entstanden ist, durch welche mehr Licht und der Regen ungehindert auf den Boden gelangen können. Hier ändern sich sofort die Zusammensetzung der Flora, wie auch der Charakter der Vegetation. *Oxalis acetosella*, *Trifolium*, *Epilobium*, *Rubus*- und *Luzula*-Arten, verschiedene Gräser, *Salix capraea*, alles Pflanzen, die entweder nie oder nur selten verpilzte Wurzeln führen und durch eine stärkere Wasserdurchströmung ausgezeichnet

sind, treten auf und bekunden durch ihr Gedeihen, dass sie hier den erforderlichen Wasser- und Nährsalzbedarf befriedigen können.

Nicht immer ist, wie in dem besprochenen Falle, das Auftreten autotropher Gefässpflanzen an grössere Belichtung und besonders Befeuchtung des Bodens geknüpft. Auch bei in dieser Hinsicht gleichmässigen Bedingungen trifft man in geschlossenen Wäldern vereinzelte Stellen, wo sonst in der Nähe fehlende oder doch nur ganz vereinzelt vorkommende Autotrophen truppweise und zwar oft in durchaus eigenthümlicher Vertheilung auftreten. Spürt man den Gründen hiervon nach, so wird man stets irgend eine besondere Nährsalzquelle entdecken. Bald ist es ein Vogel- oder Eichhörnchennest in einer Baumkrone, dem die Bodendüngung und hiermit das Gedeihen der autotrophen Pflanzen zuzuschreiben ist, bald ist der Vorrath an Nährsalzen auf das Vorhandensein von verwesenden Pilzkörpern zurückzuführen.

In schönster Weise sah ich die Pilzausnutzung in einem besonders von mycotrophen Gewächsen bewohnten, an einem Nordabhang gelegenen, humusreichen Kiefernwald der hiesigen Umgegend verwirklicht. Ich war anfangs nicht wenig erstaunt das durch grossen Nährsalzbedarf hervorragende und stets Nitratreaction in den Blättern zeigende *Geranium robertianum* in zahlreichen Rosetten vertreten zu sehen, die nicht etwa regellos über den Waldboden vertheilt standen, sondern in einer mehrere Meter langen, gekrümmten, etwa einen Halbkreis bildenden Linie angeordnet waren. Später gelang es auch, fast völlig geschlossene Kreise des *Geranium* mit verschieden langem Radius aufzufinden. Die in der Kreislinie stehenden Exemplare waren alle von gesundem Wuchse und die Mehrzahl kam zum Blühen. Ausserhalb des Kreises fehlte es in dessen Nähe nicht ganz an dieser Pflanze, aber die Individuen waren alle kümmerlich entwickelt und die vergilbenden Blätter sprachen deutlich genug für eine ungenügende Nahrungzufuhr. Innerhalb der Kreislinie waren, mit zunehmender Entfernung von dieser, die Exemplare seltener und zugleich schwächer; mit ihnen vermischt standen einzelne Stöcke von *Epilobium montanum*, *Senecio sylvaticus* und Gramineen, die alle vor der Front der *Geranium*-Reihe fehlten. Offenbar hatte der Boden in der Kreislinie eine kräftige Düngung erfahren, deren Wirkung nach dem Centrum des Kreises hin allmählich in Abnahme

begriffen war. Aus Samen von *Sinapis alba*, welche in eine radial verlaufende, die Kreislinie durchschneidende Furche Anfangs Juni ausgesät worden waren, hatten sich nach fünf Wochen zahlreiche Pflänzchen entwickelt. Wie zu erwarten, befanden sich die stärksten Exemplare in der Nähe der Kreislinie, ihre Höhe übertraf um etwa das Vierfache diejenige der einen Meter ausserhalb oder innerhalb der *Geranium*-Reihe aufgegangenen Geschwisterpflänzchen.

Der leicht zu vermuthende Grund der eigenthümlichen ringförmigen Anordnung des *Geranium* ergab sich mit voller Bestimmtheit bei einem herbstlichen Besuch des Standortes. Nicht weit von der gebogenen *Geranium*-Linie, in Entfernung von etwa einem Meter, stand in einem Kreis mit entsprechend grösserem Radius einer der bekannten Hexenringe, gebildet von zahlreichen Fruchtkörpern einer mittelgrossen Agaracinee (*Clitocybe nebularis* Batsch[1]).

Es darf angenommen werden, dass die Verbreitung der Samen unserer Nitratpflanze gleichmässig nach allen Richtungen vom Mutterstock aus vor sich geht. Von den zahlreichen Keimlingen gedeihen jedoch nur diejenigen, welche auf dem durch die verwesenden Pilze des vorherigen Jahrgangs gedüngten Boden Wurzel gefasst haben, zu blühbaren und fruchtenden Pflanzen heran, und so bewegt sich die *Geranium*-Kolonie, innerhalb der Pilzfront fortschreitend und von Jahr zu Jahr weitere Kreise ziehend, über den sonst spärlichst und vorwiegend mit Mycotrophen bestandenen Waldboden fort.

In dem früher beschriebenen Fall, wo Lücken im Walddach das Gedeihen von selbstständig sich ernährenden Gefässpflanzen ermöglichten, war deren Fortkommen auf bessere Beleuchtung und Befeuchtung des Substrates zurückführbar, indem dieselben die Pflanzen befähigten, den Kampf mit den Pilzen erfolgreich zu bestehen. Bei den ringförmig, auf gleichmässig beschattetem und mit Feuchtigkeit versehenen Boden, sich ausbreitenden Geranien sehen wir dagegen diese von ihren üblichen Bedrängern, den Pilzen, Vortheil ziehend, bei geringerer Wasserdurchströmung aber reicherem Nährsalzvorrath, an Oertlichkeiten gedeihen, an welchen sonst autotrophe Pflanzen sich kaum zu halten vermögen.

1) Nach freundlicher Bestimmung des Herrn Dr. Pfeiffer in Jena.

Wir schliessen mit der Anführung dieser Beispiele, welche in so schlagender Weise den Grundgedanken dieser Abhandlung, nämlich den Wettbewerb zwischen den humusbewohnenden Pilzen und den das Substrat mit ihnen theilenden höheren Pflanzen illustriren.

Jena, den 31. December 1899.

Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle.

Von

E. Overton.

Vorbemerkung.

Die vorliegende Abhandlung verdankt ihre Entstehung einigen Zweifeln, welche dem Verfasser allmählich aufgetreten waren in Bezug auf die von ihm früher gegebene Deutung über den Mechanismus der Aufnahme der basischen Anilinfarben durch lebende Pflanzen- und Thierzellen. Ein eingehenderes Studium der neueren Literatur über die Constitution der Anilinfarben, sowie einige vergleichende Untersuchungen über die Schnelligkeit der Aufnahme von verschiedenen Salzen einer und derselben basischen Anilinfarbe überzeugte den Verfasser sehr bald, dass seine frühere Deutung in der That in vielen Fällen aufgegeben werden musste. Die Untersuchung nahm in der Folge grössere Dimensionen an, als ursprünglich beabsichtigt war, indem sich das Verhalten der organischen Farbstoffe in Bezug auf ihre Aufnahme durch die lebende Zelle für die theoretische Erklärung der osmotischen Eigenschaften der Zelle von besonderer Bedeutung erwies.

Die experimentellen Untersuchungen wurden im Frühling und in der ersten Hälfte des Sommers 1899 ausgeführt. Die Redaction war bereits in Angriff genommen, als der Verfasser von einer langen und schweren Krankheit überrascht wurde, welche die Vollendung der Abhandlung um mehrere Monate hinausschob.

In einem kürzlich erschienenen Aufsatz[1]) habe ich die Hypothese aufgestellt, dass die eigenthümlichen osmotischen Eigenschaften

1) E. Overton, Ueber die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermuthlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. Bd. XLIV, p. 88—135, 1899.

der lebenden Zelle auf einer Erscheinung der auswählenden Löslichkeit beruhen. Die Untersuchung über die Aufnahme oder Nichtaufnahme von einigen fünfhundert organischen und anorganischen Verbindungen ergab nämlich, dass alle solchen Substanzen, die in fetten Oelen und ähnlichen Lösungsmitteln leicht löslich sind, von der lebenden Zelle rasch aufgenommen werden, dass aber solche Verbindungen, welche in fetten Oelen unlöslich oder sehr schwer löslich sind, im Allgemeinen nicht oder recht langsam in die lebende Zelle eindringen, sofern ein actives Eingreifen des Protoplasmas bei der Aufnahme ausgeschlossen ist. Nach Erwägung der verschiedensten Umstände wurde ich zu der Vermuthung geführt, dass eine Imprägnirung der Plasmahäute durch Cholesterin oder durch ein Cholesterin-Lecithin-Gemisch die eigenthümlichen osmotischen Eigenschaften der Zelle bedingt.

In der betreffenden Arbeit wurde auch die Aufnahme der Anilinfarben berührt und darauf hingewiesen, dass die basischen Anilinfarben in Gestalt der käuflichen Salze sehr leicht aufgenommen werden, dass aber die Sulfosäuresalze der Anilinfarben entweder überhaupt nicht oder doch sehr viel langsamer in die Zellen eindringen. Da in der citirten Abhandlung dieser Satz nur durch wenige Beispiele belegt wurde, so will ich zunächst das Beweismaterial etwas ausführlicher mittheilen.

Dass die basischen Anilinfarben von den verschiedensten Pflanzen- und Thierzellen allgemein sehr schnell aufgenommen werden, wurde durch die Prüfung folgender Farbstoffe festgestellt:

I. Gruppe: Triphenylmethanfarbstoffe: Rosanilin (Chlorhydrat, Nitrat und Sulfat), Gentianaviolett, Methylviolett (verschiedene Marken), Dahlia, spritlösliches Anilinblau, Toluidinblau, Victoriablau, Malachitgrün, Methylgrün, Jodgrün, Auramin und Rhodamin.

II. Gruppe: Chinonimidfarbstoffe: Thionin, Methylenblau, Methylengrün, Safranin, Toluylenroth (Neutralroth), spritlösliches Nigrosin und Indulin.

III. Gruppe: Azofarbstoffe: Chrysoidin, Vesuvin und Bismarckbraun (letztere beide Farbstoffe wahrscheinlich identisch).

IV. Gruppe: Acridinfarbstoffe: Chrysanilin.

Alle diese Farbstoffe dringen äusserst schnell in die lebende Zelle ein, nur Rhodamin geht etwas langsamer als die übrigen angeführten Farbstoffe.

Dass andererseits die meisten Sulfosäure-Farbstoffe weder von pflanzlichen noch thierischen Zellen aufgenommen werden, und dass die wenigen, die überhaupt Aufnahme finden, nur sehr langsam in die lebende Zelle eindringen, geht aus folgendem Verzeichniss hervor:

Gar nicht aufgenommen werden:

I. Gruppe: Triphenylmethanfarbstoffe: Säurefuchsin, Säuregrün, Säureviolett, wasserlösliches Anilinblau.

II. Gruppe: Chinonimidfarbstoffe: Wasserlösliches Nigrosin, wasserlösliches Indulin.

III. Gruppe: Azofarbstoffe: Congoroth, Ponceau R., Bordeauxroth und Biebricher Scharlach.

IV. Gruppe: Indigcarmin.

Dagegen wurde von den Azofarbstoffen wenigstens in einigen Fällen eine langsame Aufnahme für Methylorange[1]) und die Tropaeoline 00 und 000[1]) festgestellt.

Von anderen organischen Farbstoffen werden die eosinsauren Salze von den meisten Pflanzen- und Thierzellen nicht aufgenommen (über die interessante Aufnahme derselben durch Wurzeln und Wurzelhaare werde ich bei anderer Gelegenheit berichten), ebensowenig die carminsauren Salze.

Curcuma wird ziemlich schnell, Carthamin bedeutend langsamer aufgenommen. Auch für Alkannin konnte ich eine langsame Aufnahme in einigen Fällen feststellen.

Die Erscheinung, dass die basischen Anilinfarben so leicht von lebenden Zellen aufgenommen werden, habe ich in der citirten Arbeit so gedeutet, dass die Salze dieser Farbstoffe in den sehr verdünnten wässerigen Lösungen, die bei solchen Versuchen verwendet werden, stark hydrolysirt sind und dass nur die freien Farbstoffbasen (die in Oelen etc. meist leichter löslich sind) ihren Weg in die lebende Zelle finden.

Zu dieser Deutung wurde ich durch verschiedene Betrachtungen geführt. Einerseits ging ich von der bekannten Thatsache aus, dass die aromatischen Amine im Allgemeinen nur schwache Basen sind und dass selbst diejenigen Salze, die sie mit den stärksten Säuren bilden, schon in mässig verdünnten Lösungen recht deutlich

---

1) Vergl. auch Pfeffer, Untersuchungen aus dem Botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 266 u. 267, 1886.

hydrolysirt sind und dass die Hydrolyse mit der weiteren Verdünnung der Lösung immer mehr fortschreitet. So reagiren z. B. 1proc. Lösungen von salzsaurem Anilin, selbst bei Anwendung von tadellosen Präparaten, ausgeprägt sauer und riechen deutlich nach Anilin. Nach der allgemeinen Theorie der hydrolytischen Dissociation musste die Spaltung in freies Anilin und freie Salzsäure bei weiterer Verdünnung der Lösung immer mehr zunehmen (der Quadratwurzel der Verdünnung proportional). Zur Unterstützung dieser Deutung kam noch der wichtige Umstand hinzu, dass bei allen solchen Salzlösungen, deren Eindringen oder Nichteindringen in die Zelle auf osmotometrischem (plasmolytischem) Wege geprüft werden konnten, ein merkliches Eindringen innerhalb 24 Stunden niemals zu erkennen war, während das leichte Eindringen zahlreicher schwächerer freier Basen sowohl auf osmotometrischem wie auch auf anderen Wegen festgestellt wurde. Ferner konnte für eine grössere Anzahl Alkaloidsalze mit Bestimmtheit nachgewiesen werden, dass das scheinbare Eindringen derselben thatsächlich auf einer geringen Hydrolyse beruht. Endlich wurde ich in dieser Ansicht namentlich auch dadurch bestärkt, dass das Nitrat, Hydrochlorat und Sulfat des Rosanilins die lebenden Zellen ungefähr gleich schnell färben, wenn Lösungen von derselben Concentration angewendet werden. Da die Salzsäure und Salpetersäure gleich starke Säuren sind und die Schwefelsäure nur wenig schwächer ist, so war die gleich schnelle Färbung bei der Annahme einer Hydrolyse der Salze des Rosanilins und des alleinigen Eindringens der freien Base leicht erklärlich, denn die Hydrolyse wird bei allen drei Salzen annähernd gleich gross sein.

Trotz dieser verschiedenen Stützen, welche meine Deutung der Verhältnisse bei der Aufnahme der basischen Anilinfarben zu rechtfertigen schienen, ist dieselbe wenigstens in so allgemeiner Fassung nicht richtig. Es kann nach erneuten Untersuchungen nicht zweifelhaft sein, dass in vielen Fällen die basischen Anilinfarben in Form der nicht-zersetzten Salze aufgenommen werden. Wie sich aber bald zeigen wird, spricht dieser Umstand keineswegs gegen meine Hypothese, dass eine Imprägnirung der Plasmahaut mit Cholesterin und Lecithin die eigenthümlichen osmotischen Eigenschaften der Zellen bedinge; vielmehr unterstützt derselbe die fragliche Hypothese in sehr willkommener Weise.

Schon der Umstand, dass eine grössere Anzahl der basischen Anilinfarben, die von den Zellen leicht aufgenommen werden,

quaternäre Basen sind, liess es recht zweifelhaft erscheinen, ob die Concentrationen der durch Hydrolyse und durch die Concurrenz der übrigen Amingruppen um die Säure in Freiheit gesetzten Farbstoffbasen ausreichen könnten, um die Schnelligkeit der Farbstoffaufnahme zu erklären, wenn bloss diese in Freiheit gesetzten Farbstoffbasen die Färbung bewirkten; es muss indessen nicht vergessen werden, dass in der grossen Mehrzahl der Fälle, so z. B. bei allen solchen Farbstoffen, welche nach dem Typus des Rosanilins constituirt sind, die in Freiheit gesetzte quaternäre Base sofort zum allergrössten Theil in die Carbinolform übergeht und dass die hierdurch bedingte Störung des Gleichgewichts eine weitere Dissociation des Salzes nach sich ziehen muss, so dass zuletzt die Gegenwart einer nicht ganz unbeträchtlichen Menge der freien Base in der Lösung denkbar erscheint. Es lassen sich leider die Verhältnisse zur Zeit nicht klar überblicken, weil ausreichende Daten über die Basicität der einzelnen Amingruppen in den Farbstoffbasen und über das Gleichgewicht zwischen der Carbinolform und der Aminform in der Lösung der freien Farbstoffbase noch nicht zur Verfügung stehen.

Es giebt indessen wenigstens einen basischen Anilinfarbstoff, der auch in der Form der freien Base die Constitution eines Ammoniumhydroxyds besitzt, nämlich das Methylenblau. Dass in den Lösungen der Methylenblausalze eine genügende Menge freier Base enthalten sei, um die Färbungen intra vitam auf Grundlage meiner früheren Deutung der Verhältnisse zu erklären, ist mir schon lange sehr zweifelhaft erschienen und ich war geneigt, speciell für Methylenblau die Annahme zu machen, dass ein Theil seiner Salze in unzersetzter Form von den lebenden Protoplasten aufgenommen werden. Dass speciell bei den Methylenblausalzen die Aufnahme nicht auf Hydrolyse des Salzes beruhen kann, scheint auch die Beobachtung von Pfeffer[1]) zu zeigen, dass Pflanzenzellen, die in einer Lösung von gerbsaurem Methylenblau verweilen, keinen Farbstoff aufnehmen. Wenn die Methylenblausalze wirklich hydrolysirt wären, würde diese Beobachtung schwer zu deuten sein, es sei denn, dass man die colloidale Natur des gerbsauren Methylenblaus dafür verantwortlich machen würde. — Auch bei einem Theil der Safranine scheint die freie Base in Form des Ammoniumhydroxyds existenzfähig zu sein.

---

1) Ueber die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. l. c. p. 232 u. 280.

Aber nicht bloss bei solchen Farbstoffen, deren freie Base die Constitution eines quaternären Amins besitzt, scheint die Annahme einer weitergehenden hydrolytischen Dissociation der Salze ausgeschlossen resp. sehr unwahrscheinlich, sondern nach den neuesten Anschauungen über die Constitution der Anilinfarben müssen die wässerigen Lösungen der einsäurigen Salze aller oder doch der meisten jener basischen Anilinfarben mit stärkeren Säuren nur sehr wenig hydrolytisch zersetzt sein, die zu den Gruppen der Triphenylmethan und der Chinonimid-Farbstoffe gehören, — viel zu wenig, als dass die hydrolytisch abgespaltenen Basen, wenn sie allein in die Zelle eindringen würden, genügen könnten, um die so ausserordentlich rasche Färbung der lebenden Zellen zu bewirken. In den letzten zwei oder drei Jahren neigt man nämlich immer mehr zu der Ansicht, dass bei den basischen Triphenylmethan- und Chinonimidfarbstoffen das Stickstoffatom, mit dem (in den einsäurigen Salzen) die Säure gebunden ist, nicht an einen echten aromatischen Kern angehängt ist, sondern an ein Ringsystem, in dem ein Paar der Doppelbindungen eines echten Benzolrings in einfache Bindungen übergegangen sind, oder in anderen Worten, dass das betreffende Stickstoffatom an ein achtwerthiges Ringsystem und zwar mit zwei Affinitäten gebunden ist in ganz analoger Weise, wie nach der neueren Chinonformel die beiden Sauerstoffatome im Chinon mit je zwei Affinitäten an ein (secundäres) Kohlenstoffatom gebunden sind, wie in den nachstehenden Symbolen versinnlicht wird:

```
        O                       C = (C6H5 · NH2)2
        ‖                       ‖
        C                       C
       / \                     / \
     HC   CH                 HC   CH
     ‖    ‖                  ‖    ‖
     HC   CH                 HC   CH
       \ /                     \ /
        C                       C
        ‖                       ‖
        O                       N×H
```

Neuere Chinonformel. Rosanilin.

In den einsäurigen Salzen des Rosanilins ist die Säure an das mit einem Kreuz versehene Stickstoffatom ($N^{\times}$) gebunden.

Nun ist bekannt, dass, sobald in einem Benzolring ein Paar Doppelbindungen der den Ring bildenden Glieder in einfache Bindungen übergehen, die mit dem betreffenden Ring verbundene

Amido- resp. Imidogruppe nicht mehr den Charakter einer nur schwachen Base wie die echten aromatischen Amine besitzt, sondern vielmehr in der Ordnung ihrer Affinitätsgrösse sich den aliphatischen Aminen anschliesst, also eine sehr viel stärkere Basicität besitzt als den eigentlichen aromatischen Aminen (z. B. dem Anilin) zukommt.

Die Mehrzahl der basischen Anilinfarben besitzt nun allerdings mehrere basische Gruppen, die Basicität der einen dieser Gruppen, nämlich derjenigen, die an dem achtwerthigen Ringsystem gebunden, ist aber sehr viel grösser als die Basicität der anderen Gruppe, resp. der beiden anderen Gruppen, welche den Charakter echter aromatischer Amine besitzen. Diesen Verhältnissen entsprechend müssen daher allerdings in den wässerigen Lösungen der einsäurigen Salze theoretisch ausser den einsäurigen Salzmolekeln, resp. deren Ionen, geringe Mengen der zweisäurigen und eventuell selbst der dreisäurigen Salze und daneben etwas freie Base existiren, indem auch eine schwache Base (resp. basische Gruppe), welche der Salzlösung einer starken Base zugesetzt wird, etwas von dieser stärkeren Base aus ihren Salzen verdrängt. In Folge der soviel grösseren Basicität der einen Gruppe in der Mehrzahl der basischen Anilinfarben ist aber die Menge der durch die soeben besprochenen Verhältnisse in Freiheit gesetzten Farbstoffbase äusserst gering und es wäre, wenn diese allein in die Zelle eindringen würde, die Schnelligkeit der Färbung unerklärlich. Wenn die Färbung der lebenden Zelle wirklich bloss auf dem Eindringen der freien Base beruhte, musste man annehmen, dass in den betreffenden Farbstofflösungen mindestens 5 % des Farbstoffs sich in Form der freien Farbstoffbase befinde, eine Annahme, die, sofern die angeführten neueren Anschauungen über die Constitution der Triphenylmethan- und Chinonimidfarbstoffe richtig sind, wenigstens für diese Farbstoffe ganz unzulässig wäre. Zu der Zeit, wo die erste Reihe meiner Untersuchungen über das Eindringen der Anilinfarben ausgeführt wurde, waren die neueren Anschauungen über die Constitution [1]) der betreffenden Farbstoffgruppen noch nicht allgemeiner angenommen und meine frühere Deutung der Verhältnisse schien gerechtfertigt.

---

1) Ueber die gegenwärtigen Anschauungen über die Constitution der Anilinfarben findet man eine gute Darstellung in Nietzki, Chemie der organischen Farbstoffe, 3. Aufl. 1897.

Es wurde vorhin angegeben, dass das Hydrochlorat, das Nitrat und das Sulfat des Rosanilins, in gleich concentrirten Lösungen angewandt, lebende Zellen ungefähr gleich schnell färben und dass dies allerdings im guten Einklange mit der Annahme einer Hydrolyse dieser Salze und dem alleinigen Eindringen der abgespaltenen Base in die Zelle stehen würde. Als ich aber später das Acetat des Rosanilins in dieser Beziehung untersuchte, war dieser Einklang nicht mehr vorhanden, denn da die Essigsäure eine viel schwächere Säure als die Salzsäure, Salpetersäure oder Schwefelsäure ist, so muss das Acetat viel stärker hydrolytisch gespalten sein als das Chlorhydrat etc. und daher, wenn die gesagte Hypothese richtig wäre, musste bei Anwendung einer gleich starken Lösung des Acetats die Färbung viel schneller erfolgen. Dies findet aber thatsächlich nicht statt, das Acetat färbt vielmehr nur ungefähr ebenso schnell als das Chlorhydrat. Ein ähnliches Verhalten habe ich auch bei anderen basischen Anilinfarben bei der Vergleichung des Acetats und Hydrochlorats feststellen können.

Wenn nun nach diesen Betrachtungen und Versuchen meine frühere Deutung der Verhältnisse bei der Aufnahme der basischen Anilinfarben durch die lebende Pflanzen- und Thierzelle für viele Fälle nicht aufrecht gehalten werden konnte, so war meine Annahme, dass die osmotischen Eigenschaften der Zelle auf einer Erscheinung der auswählenden Löslichkeit beruhe und zwar speciell auf der auswählenden Löslichkeit des Cholesterins und Lecithins, auf so zahlreichen Experimenten gegründet, die in der citirten Arbeit nur zum Theil angegeben sind, dass ich diese Annahme nicht ohne Weiteres preisgeben zu sollen glaubte.

Die ersten Fragen, die sich naturgemäss aufdrängten, waren die, ob nicht Cholesterin und Lecithin, so sehr dieselben sonst qualitativ in ihrem Lösungsvermögen mit den fetten Oelen übereinstimmen, gerade den Anilinfarben gegenüber abweichen möchten. Dies ist in der That, wie sich im Folgenden zeigen wird, der Fall und zwar ist ihr Verhalten in dieser Beziehung ein derartiges, dass sämmtliche mir bekannte Thatsachen über das Eindringen und Nichteindringen der Anilinfarben in die lebende Zelle in der Löslichkeit oder Nicht-Löslichkeit der betreffenden Farbstoffe in Cholesterin und Lecithin resp. deren Gemischen eine sehr einfache Erklärung finden würden.

Es sollen zunächst die Versuche besprochen werden, welche über die Löslichkeit der Anilinfarben in Cholesterin, resp. in

Lösungen von Cholesterin in solchen organischen Flüssigkeiten, die für sich allein in reinem Zustande die Anilinfarben nicht aufzulösen vermögen, angestellt wurden.

Die ersten Versuche wurden natürlich mit geschmolzenem Cholesterin angestellt, wobei sich ergab, dass alle **basischen Anilinfarben** in Form der käuflichen Salze in demselben löslich sind, die **sulfosauren** Salze der Farbstoffe dagegen in geschmolzenem Cholesterin entweder ganz unlöslich (was für die Mehrzahl derselben gilt) oder doch nur spurweise darin löslich sind. Diese Versuche waren indessen für sich noch keineswegs genügend, indem einerseits wegen des ziemlich hohen Schmelzpunkts von Cholesterin (147,5° C.) einige der Anilinfarben wie z. B. Methylgrün bei dieser Temperatur eine Zersetzung erleiden, andererseits weil viele Verbindungen, welche bei höherer Temperatur ein bedeutendes Lösungsvermögen für verschiedene Körper besitzen, diese Eigenschaft bei niedrigeren Temperaturen nicht mehr haben. Es musste ferner darauf Rücksicht genommen werden, dass in sehr verdünnten wässerigen Lösungen die Farbstoffsalze sich zum weitaus grössten Theil in der Form von Ionen befinden, während dieselben Farbstoffe in geschmolzenem Cholesterin und in anderen organischen Flüssigkeiten gelöst sich fast ausschliesslich in Form der unzersetzten Salzmolekeln befinden. Aus den relativen Löslichkeiten der betreffenden Anilinfarben in Wasser und in Cholesterin, resp. in Cholesterin-Gemischen kann ein Ueberblick der Verhältnisse bei der Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle noch nicht gewonnen werden. Dazu sind noch weitere, später zu besprechende Versuche über die Theilung der Farbstoffe zwischen Wasser und verschiedenen mit Wasser nicht mischbaren organischen Flüssigkeiten nothwendig.

Nachdem die Löslichkeit der basischen Anilinfarben in geschmolzenem Cholesterin festgestellt worden war, wurde die Löslichkeit derselben in verschiedenen fetten Oelen einerseits ohne weiteren Zusatz, andererseits nachdem man vorher in diesen Oelen Cholesterin aufgelöst hatte, geprüft. Die Mehrzahl der Versuche wurden mit Olivenöl angestellt, eine grössere Anzahl auch mit Leinöl und Ricinusöl. Es ist zu bemerken, dass Olivenöl bei Zimmertemperatur nur sehr wenig Cholesterin auflöst und selbst bei 70—80° C. kaum mehr als 10% aufnimmt.

In der folgenden Tabelle sind einige der Versuchsresultate verzeichnet.



	Es sind in reinem Olivenöl bei 70—100° C.	Es sind in einer gesättigten Lösung von Cholesterin in Olivenöl bei 70—80° C.
Methylenblau (Chlorhydrat u. $ZnCl_2$ — Doppelsalz)	unlöslich	ziemlich leicht löslich
Safranin	spurweise löslich	viel leichter löslich
Rosanilinnitrat	unlöslich	ziemlich leicht löslich
Rosanilinsulfat	"	" " "
Thionin	"	" " "
Dahlia	"	" " "
Nigrosin (spritlösliches)	"	etwas schwer löslich
Neutralroth	etwas löslich mit gelblicher Farbe	löslich mit gelber Farbe
Säurefuchsin	unlöslich	unlöslich
Anilinblau (wasserlösliches)	"	"
Säuregrün	"	"
Säureviolett	"	"
Congoroth	"	"
Biebricher Scharlach	"	"
Wasserblau	"	"
Bordeauxroth	spurweise löslich	spurweise löslich
Indigcarmin	unlöslich	unlöslich
Methylorange	"	sehr wenig löslich
Tropaeolin 00	"	" " "
Tropaeolin 000	"	" " "

Zu den in dieser Tabelle enthaltenen Daten füge ich noch hinzu, dass Malachitgrün (basischer Farbstoff) in Oel-Cholesterin bei 70° C. noch unlöslich ist, löslich dagegen in geschmolzenem Cholesterin. Methylgrün ist in Oel-Cholesterin bei 70° C. noch sehr wenig löslich und beginnt sich bei etwas höherer Temperatur zu zersetzen.

Leinöl und Leinöl-Cholesterin verhalten sich, soweit untersucht (so z. B. gegen Methylenblau, Rosanilin und Gentianaviolett), ganz wie Olivenöl und Olivenöl-Cholesterin, wie denn die Löslichkeit des Cholesterins in Olivenöl und Leinöl eine ungefähr gleiche ist.

Etwas anders verhält sich Ricinusöl und eine gesättigte Lösung von Cholesterin in Ricinusöl. Reines Ricinusöl löst z. B. Gentianaviolett, nicht aber Methylenblau und Rosanilin (beide als Chlorhydrate) ziemlich leicht; andererseits löst Cholesterin-Ricinusöl auch bei 80° C. die meisten basischen Anilinfarben in nur sehr geringen Mengen auf, dem Umstand entsprechend, dass Cholesterin in Ricinusöl bedeutend weniger löslich ist als in Olivenöl oder Leinöl.

Das reine Triolein, Tripalmitin und Tristearin verhalten sich im Wesentlichen wie Olivenöl.

In freier Oelsäure und freier Stearinsäure ist Methylenblau (Chlorhydrat) etwas löslich; Rosanilinnitrat und Malachitgrün sind in denselben nur spurweise löslich.

Da die Löslichkeit des Cholesterins in fetten Oelen in der Kälte eine nur geringe, und selbst bei 70—80° C. keineswegs eine besonders grosse ist, so suchte ich nach anderen organischen Flüssigkeiten, welche einerseits in reinem Zustande die Anilinfarben nicht auflösen, andererseits schon bei Zimmertemperaturen Cholesterin reichlich lösen. Besonders günstig erwiesen sich in dieser Beziehung Benzol und Xylol. Bei 50° C. z. B. lösen 100 Th. Benzol mehr als 40 Th. Cholesterin und selbst nach Abkühlen auf 25° C. bleibt die ganze Menge des Cholesterins zunächst in Lösung.

In diesen starken Lösungen von Cholesterin in Benzol sind sämmtliche geprüfte basische Anilinfarben in Form der käuflichen Salze schon bei 20—30° C. leicht löslich. Geprüft wurden Methylenblau, Safranin, Neutralroth, Thionin, Methylengrün, Nigrosin (spritlösliches), Indulin (spritlösliches), Malachitgrün, Methylgrün, Anilinblau (spritlösliches), Dahlia, Gentianaviolett, Methylviolett (verschiedene Marken), Rosanilin (Chlorhydrat, Nitrat, Sulfat und Actat), Victoriablau, Toluidinblau, Auramin, Chrysanilin, Chrysoidin, Vesuvin und Bismarckbraun. Fast alle diese Farbstoffe sind in reinem Benzol selbst bei dessen Siedetemperatur ganz unlöslich (etwas wenig löslich in reinem heissen Benzol sind Chrysoidin und Gentianaviolett).

Ganz anders verhalten sich auch in Benzol-Cholesterin wieder die Sulfosäure-Farbsalze, indem die grosse Mehrzahl derselben selbst in der Wärme völlig unlöslich sind, nur Methylorange und Tropaeoline machen wiederum eine Ausnahme, indem dieselben etwas wenig löslich sind, aber in weit geringerem Grade als die basischen Anilinfarben.

Sehr bemerkenswerth ist die Thatsache, dass das gerbsaure Methylenblau selbst in siedendem Benzol-Cholesterin fast völlig unlöslich ist. Wie bereits erwähnt, hat Pfeffer gerade für dieses Salz nachgewiesen, dass seine wässerige Lösung in die lebende Pflanzenzelle nicht einzudringen vermag.

Xylol und Xylol-Cholesterin verhalten sich, soweit untersucht, dem Benzol und Benzol-Cholesterin durchaus gleich. In Petroleumäther ist Cholesterin viel weniger löslich als in Benzol und Xylol; dementsprechend löst eine gesättigte Lösung von Cholesterin in

Petroleumäther nur geringe Mengen der basischen Anilinfarben auf (in reinem Petroleumäther sind dieselben meist ganz unlöslich).

Durch eine grosse Anzahl weiterer Experimente wurde nachgewiesen, dass Cholesterin allen organischen Flüssigkeiten, in welchen dasselbe leichter löslich ist, das Vermögen ertheilt, alle basischen Farbstoffe in Form ihrer käuflichen Salze aufzulösen und zwar um so reichlicher, je mehr Cholesterin sich in den betreffenden Flüssigkeiten auflöst, dass aber dieses Lösungsvermögen im Allgemeinen sich nicht auf die Sulfosäure-Farbstoffe erstreckt (Ausnahmen bilden wieder Methylorange und die Tropaeoline). Um diesen Satz zu erhärten, will ich nur noch einige wenige Beispiele anführen:

In reinem Schwefelkohlenstoff sind die basischen Anilinfarben, soweit untersucht, unlöslich; in mit Cholesterin gesättigtem Schwefelkohlenstoff auch in der Kälte mehr oder weniger löslich. Cholesterin ist in Schwefelkohlenstoff nur mässig leich löslich.

In kaltem Terpentin sind die basischen Anilinfarben unlöslich, in heissem ebenfalls unlöslich oder nur spurweise löslich. In warmem Terpentin löst sich Cholesterin ziemlich reichlich, und diese Lösung löst die basischen Anilinfarben leicht, nicht aber die Sulfosäure-Farbstoffe (wieder mit Ausnahme von Methylorange und den Tropaeolinen).

In dem reinen officinellen Chloroform lösen sich einige basische Anilinfarben (ob in Folge des geringen Gehalts an Aethylalkohol? CCl_4 löst die betreffenden Farbstoffe nicht), z. B. die Chlorhydrate des Methylenblaus und des Rosanilins (kaum aber deren Sulfate) in geringen Mengen. Nach Sättigung des Chloroforms mit Cholesterin (das darin sehr leicht löslich ist) nimmt dasselbe viel grössere Mengen der betreffenden Farbstoffe auf, und auch die Sulfate werden gelöst, nicht aber die Sulfosäure-Farbstoffe, soweit geprüft (z. B. Congoroth, Säurefuchsin).

Es schien mir nun wünschenswerth, um die Tragweite dieser merkwürdigen Eigenschaft des Cholesterins genauer abschätzen zu können, einige Versuche über die Löslichkeit der basischen Anilinfarben in anderen organischen Verbindungen anzustellen. Da Cholesterin $C_{27}H_{45} \cdot OH + H_2O$ ein einwerthiger Alkohol ist, von dem allerdings die nähere Constitution der Kohlenstoffkette noch unbekannt ist, habe ich zunächst das Aethal (Palmitylalkohol, Cetylalkohol) $C_{16}H_{33} \cdot OH$ geprüft. Aethal hat einen

Schmelzpunkt von 49,5 ° C. und löst sich in allen solchen organischen Flüssigkeiten, in denen Cholesterin löslich ist. Die Versuche ergaben, dass alle geprüften basischen Anilinfarben in geschmolzenem Aethal schon bei dessen Schmelzpunkt leicht löslich sind und ebenso in den Lösungen von Aethal in Benzol, Xylol etc. Die geprüften Sulfosäure-Farbstoffe zeigten sich dagegen auch in Aethal und dessen Lösungen unlöslich. Kurz, das Aethal verhält sich in diesen Beziehungen dem Cholesterin ganz ähnlich; stellt man aber je eine Lösung von Aethal und Cholesterin von gleichem Procentgehalt z. B. in Benzol dar, so löst die Aethallösung weniger von den Farbstoffen auf als die Cholesterinlösung.

Während eine Bestimmung des Theilungscoefficienten der basischen Anilinfarben zwischen Wasser und Cholesterin wegen des hohen Schmelzpunktes des Cholesterins (147,5 ° C.) nicht direct ausgeführt werden kann, bereitet die Bestimmung dieses Verhältnisses zwischen Wasser und Aethal keine Schwierigkeiten. Die Theilung findet stark zu Gunsten des Aethals statt. Wir wollen noch einige weitere Alkohole zum Vergleich heranziehen.

Wie in Aethal sind die basischen Anilinfarben auch in Gährungsamylalkohol und in normalem Octylalkohol leicht löslich. Schüttelt man nun wässerige Lösungen z. B. von Methylenblau (Chlorhydrat) mit dem Amylalkohol, Octylalkohol und geschmolzenem Aethal, so findet man die Theilungscoefficienten für sehr verdünnte Lösungen (etwa 1 : 50000) ungefähr wie folgt:

Wasser: Amylalkohol = 1 : 12;
Wasser: Octylalkohol = 1 : 20;
Wasser: Aethal = 1 : 50.

Schon aus diesen Zahlen liess sich vermuthen, dass die Theilung zwischen Wasser und Cholesterin, wenn eine Bestimmung derselben möglich wäre, noch mehr zu Gunsten des Cholesterins ausfallen würde, als bei der Theilung zwischen Wasser und Aethal die Theilung zu Gunsten des Aethals ausfällt. Diese Vermuthung wird noch durch die erwähnte Thatsache unterstützt, dass eine Lösung von Cholesterin in Benzol mehr Farbstoff auflöst als eine gleich starke Lösung von Aethal in Benzol. — Wenn man ferner eine gesättigte Lösung von Cholesterin in Benzol bei ca. 60 ° C. herstellt und dann diese Lösung mit einer warmen verdünnten wässerigen Lösung von Methylenblau schüttelt, so geht auch in diesem Fall der grössere Theil des Farbstoffs in das Benzol-Cholesterin über. Bei diesem Versuche pflegt sich allerdings eine

Auf diesen Gegenstand werde ich noch zurückkommen, da man hierauf eine mikrochemische Untersuchung der aromatischen Oele gründen kann.

In den Lehrbüchern der theoretischen Chemie[1]) findet man meist die Angabe, dass, wenn man eine feste Verbindung A in einem Lösungsmittel L auflöst, das Lösungsvermögen von L für eine zweite feste Verbindung B hierdurch nicht geändert wird, sofern die Verbindungen A und B nicht chemisch aufeinander einwirken (die Zurückdrängung der elektrolytischen Dissociation in dem Falle, wo zwei gelöste Verbindungen gemeinsame Ionen besitzen, und die hierdurch geänderte Löslichkeit muss als eine chemische Einwirkung der beiden gelösten Verbindungen aufeinander aufgefasst werden).

Dieser Satz, der allerdings mit der Einschränkung vorgetragen wird, dass die Lösungen nicht zu concentrirt sein dürfen, stützt sich hauptsächlich auf Erfahrungen bei wässerigen Lösungen. Dass der Satz keine allgemeine Gültigkeit besitzt, beweisen die mannigfaltigen, oben angeführten Versuche über das Lösungsvermögen von Benzol, Terpentin etc. für die basischen Anilinfarben, nachdem man vorher in diesen Lösungsmitteln Cholesterin, Aethal, Thymol etc. aufgelöst hat, aufs Deutlichste, und es wäre ein Leichtes, zahlreiche weitere hierher gehörige Beispiele anzuführen.

In der That muss die Lösung eines festen Körpers A in einem Lösungsmittel L für eine zweite aufzulösende Verbindung B ebenso gut als ein gemischtes Lösungsmittel aufgefasst werden, wie etwa ein Gemisch von Aethylalkohol und Aethyläther. Das Willkürliche der üblichen Unterscheidung der Lösungen von festen und von flüssigen Verbindungen, was deren Lösungsvermögen für weitere Substanzen anbetrifft, tritt sofort zu Tage, wenn man sich etwa in verschiedenen Portionen Aethyläther je eines der aufeinander folgenden Glieder einer homologen Reihe (z. B. der gesättigten Alkohole) gelöst denkt. Dass es absurd wäre, die Lösung des Alkohols $C_{10}H_{21} \cdot OH$ in Aether als ein gemischtes Lösungsmittel für eine dritte Verbindung, nicht aber die Lösung des Alkohols $C_{11}H_{23} \cdot OH$ in Aether als ein solches gemischtes Lösungsmittel anzusehen, einfach weil der erstere Alkohol bei Zimmertemperatur flüssig, der zweite fest ist, leuchtet ohne Weiteres ein. Man denke

1) Vergl. z. B. Nernst, Theoretische Chemie, 2. Aufl. 1898, p. 445.

sich ferner den Fall, dass etwa die Lösung des Aethals $C_{16}H_{31} \cdot OH$ (das Aethal hat einen Schmelzpunkt von 49,5° C.) in Xylol allmählich erwärmt wird, bis die Temperatur über 50° C. steigt. Niemandem wird es wohl einfallen zu glauben, dass diese Lösung bei der Erhöhung der Temperatur von 49° auf 50° C. in ihrem Lösungsvermögen für andere Verbindungen plötzlich neue Eigenschaften annimmt. Dass dies nicht der Fall ist, lässt sich übrigens durch den Versuch leicht beweisen. In den allmählich sich ändernden Eigenschaften einer solchen Lösung mit der Erhöhung der Temperatur findet überhaupt, was das Lösungsvermögen anbetrifft, eine Unstetigkeit beim Durchlaufen des Schmelzpunktes des Aethals nicht statt.

Nachdem die leichte Löslichkeit der basischen Anilinfarben in Cholesterin und Aethal resp. in den Lösungen dieser Körper in verschiedenen organischen Flüssigkeiten festgestellt worden war, habe ich die wichtigsten Ester dieser beiden Verbindungen, das Lanolin und das Cetin, auf ihr Lösungsvermögen für basische Anilinfarben geprüft. Das Lanolin resp. dessen Anhydrid, das sog. Wollfett, besteht im Wesentlichen aus den Estern des Cholesterins und Isocholesterins mit verschiedenen höheren Fettsäuren (besonders der Cerotinsäure $C_{27}H_{54}O_2$, weniger der Stearinsäure, der Palmitinsäure etc.) und hat einen Schmelzpunkt von ca. 40—42° C. Dasselbe scheint sehr verbreitet in den Epidermiszellen der Thiere vorzukommen, und gerade deswegen schien mir dessen Prüfung besonders wichtig. Das Cetin ist der Palmitinsäure-Cethyläther $C_{15}H_{31} \cdot CO \cdot OC_{16}H_{33}$ und macht den Hauptbestandtheil des Wallraths aus. Der Schmelzpunkt desselben liegt bei 53° C. Sowohl in geschmolzenem Cetin als auch in geschmolzenem Wollfett erwiesen sich alle geprüften basischen Anilinfarben bei Temperaturen unter 100° C. völlig unlöslich, bei höheren Temperaturen sind einige dieser Farbstoffe wenigstens in geschmolzenem Wollfett etwas löslich, indessen dürfte eine theilweise Zersetzung des Esters bei solchen Temperaturen nicht ausgeschlossen sein.

Die basischen Anilinfarben (in Form ihrer Salze) sind überhaupt unlöslich oder sehr wenig löslich in den Estern von höherem Molekulargewicht (z. B. mit mehr als etwa 12 Kohlenstoffatomen), während viele derselben in den Estern mit einer geringeren Zahl von Kohlenstoffatomen (z. B. in essigsaurem Aethylester oder essigsaurem Amylester) mehr oder weniger löslich sind. Ebenso sind

diese Farbstoffe in den Kohlenwasserstoffen sowohl der Fettreihe wie der aromatischen Reihe unlöslich und es lassen sich daher die höheren Alkohole durch ihr Lösungsvermögen für basische Anilinfarben sowohl von den Paraffinen einerseits, wie von den Wachsarten andererseits sehr leicht unterscheiden.

Ich wende mich nun dem Lecithin zu. Bei meinen Versuchen mit dieser Verbindung habe ich zwei verschiedene Präparate benutzt, von denen das eine aus der chemischen Fabrik von E. Merck in Darmstadt, das andere von Dr. Grübler in Leipzig stammte. Das Merck'sche Präparat stellte ein gelbliches, kaum hygroskopisches Pulver dar und bestand wahrscheinlich aus einem Gemisch von Lecithin und Protagon. Grübler's Präparat dagegen bildete eine amorphe, wachsgelbe, knetbare Masse, die eine nur wenig festere Consistenz als Vaselin besass. Diese Masse quoll in Wasser viel schneller und stärker auf als das Merck'sche Präparat. Die Eigenschaften von Grübler's Präparat stimmen mit den in der Literatur für Lecithin angegebenen gut überein.

Dem Lecithin kommt nach Strecker folgende Constitutionsformel zu:

$$C_3H_5\begin{cases} O \cdot C_{18}H_{35}O \\ O \cdot C_{18}H_{35}O \\ O \cdot PO\begin{cases} OH \\ O \cdot C_2H_4 - N(CH_3)_3 \cdot OH \end{cases} \end{cases}$$

Es können aber in gewissen Lecithinen an Stelle des Radicals der Stearinsäure auch dasjenige der Palmitinsäure oder der Oleinsäure treten, oder es können in dem Lecithinmolekül je ein Radical der Palmitinsäure und der Oleinsäure enthalten sein. Die genaue Bindungsweise der Distearylglycerinphosphorsäure mit dem Cholin ist übrigens immer noch nicht ganz sicher festgestellt, obgleich eine ätherartige Verbindung beider, wie in der vorstehenden Formel ausgedrückt, die wahrscheinlichste ist. Das von Hundeshagen künstlich dargestellte Salz des Cholins mit der Distearylglycerinphosphorsäure hat ganz andere Eigenschaften als das eigentliche Lecithin.

Das Lecithin ist im Allgemeinen in denselben Lösungsmitteln wie das Cholesterin löslich und ertheilt diesen Lösungsmitteln merkwürdigerweise dasselbe Vermögen, basische Anilinfarben aufzulösen und zwar in noch viel höherem Grade als das Cholesterin.

In den meisten Versuchen habe ich Benzol als Lösungsmittel gewählt und die Lösung auf ca. 40° C. erwärmt. Im Uebrigen

werden die betreffenden Farbstoffe meist auch in der Kälte von dieser Lösung aufgenommen.

In Benzol-Lecithin lösten sich die folgenden basischen Farbstoffe alle mit Leichtigkeit auf:

Methylenblau (Chlorhydrat und Chlorzinkdoppelsalz), Thionin, Methylengrün, Safranin, Neutralroth, Nigrosin (spritlösliches), Indulin (spritlösliches); — Rosanilin (Chlorhydrat, Nitrat, Sulfat und Acetat), Methylviolett, Gentianaviolett, Malachitgrün, Methylgrün, Anilinblau (spritlösliches), Dahlia, Victoriablau, Toluidinblau, Auramin; — Chrysanilin; — Chrysoidin, Vesuvin und Bismarckbraun.

Gerbsaures Methylenblau dagegen ist in Benzol-Lecithin höchstens spurweise löslich.

Von den Sulfosäure-Farbstoffen sind Methylorange und die Tropaeoline 00 und 000 in Benzol-Lecithin etwas löslich, aber sehr viel weniger als die basischen Farbstoffe. In sehr starken Lösungen von Lecithin in Benzol ist auch Säureviolett spurweise löslich. Ganz unlöslich dagegen waren selbst in siedendem Benzol-Lecithin alle andern geprüften Sulfosäure-Farbstoffe. Geprüft wurden unter andern: Nigrosin (wasserlösliches), Indulin (wasserlösliches), Säuregrün, Anilinblau (wasserlösliches), Congoroth, Ponceau R., Bordeauxroth, Biebricher Scharlach und Indigcarmin.

Ebenso sind Carminsäure und carminsaures Natrium, die auch in die lebenden Zellen nicht eindringen können, in Benzol-Lecithin völlig unlöslich.

Das gewöhnliche, wasserlösliche Eosin (eosinsaures Kalium) ist in einer starken Lösung von Lecithin in Benzol, namentlich in der Wärme, etwas löslich, wahrscheinlich in Folge einer geringen Abspaltung von Eosinsäure.

Wenn man ferner etwas Lecithin in sehr verdünnten wässerigen Lösungen der basischen Anilinfarben suspendirt (1 : 50 000 bis 1 : 200 000), so entzieht das Lecithin dem Wasser fast sämmtlichen Farbstoff, sofern das Volumen der Lösung im Vergleich zu der Lecithinmenge nicht zu gross ist. Das Merck'sche Präparat ist bei solchen Versuchen geeigneter, da dasselbe in den wässerigen Lösungen weniger schnell aufquillt, doch zeigt das Lecithinpräparat von Dr. Grübler dieselben Erscheinungen, nur scheinen die Lecithinmassen in Folge der grösseren Quellung weniger intensiv gefärbt. Ich habe solche Versuche mit sämmtlichen basischen Anilinfarben (mit Ausnahme des gerbsauren Methylenblaus) angestellt,

deren Löslichkeit in Benzol-Lecithin oben angegeben wurde. Alle wurden von dem Lecithin sehr stark gespeichert. Ganz besonders schnell und kräftig geht die Speicherung in Methylenblau, Dahlia, Toluidinblau, Chrysoidin und Chrysanilin, aber auch in den andern basischen Anilinfarben war die Speicherung nur wenig schwächer und langsamer. Rhodamin, das eine etwas eigenthümliche Stellung unter den basischen Anilinfarben einnimmt, wurde etwas langsamer und weniger stark gespeichert. Dieser Farbstoff dringt auch weniger schnell in die lebende Zelle als die übrigen basischen Anilinfarben, aber sehr viel schneller als etwa Methylorange oder die Tropaeoline.

Ganz anders verhalten sich auch hier wieder die Sulfosäure-Farbsalze, wenn man Lecithin in deren Lösungen suspendirt, indem die grosse Mehrzahl derselben überhaupt nicht gespeichert wird, trotzdem in meinen Versuchen sehr viel stärkere Lösungen (meist 1 : 2000 bis 1 : 5000) dieser Farbstoffe benutzt wurden. Garnicht gespeichert wurden Congoroth, Biebricher Scharlach, Bordeauxroth, Ponceauroth, Säuregrün, wasserlösliches Anilinblau, wasserlösliches Nigrosin, wasserlösliches Indulin und Indigcarmin. — Nur sehr wenig wurden Säureviolett und Säurefuchsin gespeichert, etwas stärker Methylorange und die Tropaeoline 00 und 000.

Carminsaures Natrium und freie Carminsäure wurden ebenfalls gar nicht gespeichert.

Wenn man vom Säurefuchsin absieht, das, wie gesagt, nur sehr schwach gespeichert wird, so sieht man aus diesen Angaben, dass alle solchen und zwar nur solche Farbstoffe aus wässerigen Lösungen von suspendirtem Lecithin gespeichert werden, die von Lösungen des Lecithins in Benzol und anderen organischen Flüssigkeiten aufgelöst werden, und dass die Stärke der Speicherung mit der Löslichkeit der betreffenden Farbstoffe in Benzol-Lecithin etc. Hand in Hand geht.

Aus dieser Uebereinstimmung der beiden Versuchsreihen scheint mir unzweifelhaft hervorzugehen, dass die von dem suspendirten Lecithin gespeicherten Farbstoffe in Form einer starren Lösung enthalten sein müssen und dass die Speicherung nicht etwa durch rein mechanische Flächenanziehung bedingt ist, eine Anschauung, die sonst möglich erscheinen würde, da das Lecithin ein quellbarer Körper ist.

Dem Lecithin sehr ähnlich verhalten sich, was die Speicherung der organischen Farbstoffe anbelangt, das Protagon und

das Cerebrin, wie aus der weiter unten stehenden Tabelle hervorgeht.

Das Protagon (resp. die Protagone, denn es scheint deren mehrere zu geben) ist nach neueren Untersuchungen, entgegen den Angaben von Hoppe-Seyler, ein einheitlicher Körper und scheint eine Verbindung von Lecithin mit Cerebrinen (Cerebrosiden) zu sein. Das Protagon kommt in grossen Mengen in dem Nervenmark vor; Angaben über dessen Vorkommen ausserhalb des Nervensystems bedürfen noch der Bestätigung.

Das von Dr. Grübler gelieferte Protagon-Präparat stellt ein weisses, nicht-hygroskopisches Pulver dar, welches in Wasser weniger schnell und weniger stark aufquillt als Lecithin. Dieses Protagon ist namentlich in warmem Benzol ziemlich leicht löslich und diese Lösungen haben wie die Lecithin- und Cholesterinlösungen das Vermögen, basische Anilinfarben aufzulösen, während auch hier wieder die Sulfosäure-Farbsalze im Allgemeinen von denselben nicht aufgelöst werden.

Die Cerebrine oder Cerebroside, wie sie von Kossel zweckmässig bezeichnet werden, haben eine glukosidartige Constitution. Die in denselben enthaltene Zuckerart ist die Galactose. Sie liefern bei der Behandlung mit Salpetersäure drei Molekeln Stearinsäure und enthalten zwei Stickstoffatome. Den beiden bestbekannten Cerebrosiden, dem Cerebrin und dem Kerasin werden die Formeln $C_{70}H_{140}N_2O_{13}$ und $C_{70}H_{138}N_2O_{12}$ zugeschrieben, Formeln, die theils auf der Untersuchung der Baryum- und Bromverbindungen, theils auf einer Bestimmung des Molekulargewichts mittelst Beckmann's Siedepunktmethode begründet worden sind.

Die Cerebrine kommen hauptsächlich im Nervenmark vor; ähnliche Verbindungen sollen aber auch in anderen Theilen des Thierkörpers vorkommen und werden vielleicht später in Pflanzen aufgefunden werden, wie so viele Verbindungen, die man einst dem thierischen Organismus eigenthümlich hielt.

Das von Dr. Grübler bezogene Präparat war äusserlich dem Protagon sehr ähnlich, quoll in Wasser mässig auf, löste sich ziemlich leicht in warmem Benzol und ertheilte diesem das Vermögen, basische Anilinfarben aufzulösen.

In der folgenden Tabelle ist die Speichernng oder Nicht-Speicherung verschiedener organischer Farbstoffe durch Protagon und Cerebrin vermerkt, wenn diese beiden Verbindungen in verdünnten Lösungen der betreffenden Farbstoffe suspendirt werden.

Auch bei diesen Versuchen wurden die basischen Anilinfarben in Concentrationen von ca. 1 : 50 000 bis 1 : 200 000, die Sulfo-säure-Farbstoffe in Concentrationen von 1 : 2000 bis 1 : 5000 angewandt.

	von Protagon	von Cerebrin
Safranin	sehr schnell u. stark gespeichert	stark gespeichert
Neutralroth	„ „ „ „ „	sehr stark gespeichert
Thionin	„ „ „ „ „	sehr schnell u. stark gespeichert
Methylenblau	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
Methylengrün	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
Nigrosin (spritlösliches)	ziemlich schnell und zuletzt stark gespeichert	schnell und stark gespeichert
Rosanilin Chlorhydrat	stark gespeichert	stark gespeichert
„ Nitrat	„ „	„ „
„ Sulfat	„ „	„ „
„ Acetat	„ „	„ „
Anilinblau (spritlösliches)	langsamer aber zuletzt stark gespeichert	„ „
Dahlia	sehr schnell u. stark gespeichert	sehr schnell u. stark gespeichert
Methylviolett	stark gespeichert	stark gespeichert
Gentianaviolett	„ „	„ „
Malachitgrün	sehr schnell u. stark gespeichert	sehr schnell u. stark gespeichert
Methylgrün	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
Toluidinblau	„ „ „ „ „	„ „ „ „ „
Auramin	schnell und stark gespeichert	schnell und stark gespeichert
Rhodamin	etwas langsamer, aber schliesslich stark gespeichert	wie bei Protagon
Chrysoidin	äusserst schnell und stark gespeichert	„ „ „
Vesuvin	ziemlich schnell und recht stark gespeichert	schnell und stark gespeichert
Bismarckbraun	ziemlich schnell und recht stark gespeichert	„ „ „ „
Chrysanilin	stark gespeichert	stark gespeichert
Congoroth	garnicht gespeichert	garnicht gespeichert
Ponceau R.	„ „	„ „
Bordeauxroth	„ „	„ „
Biebricher Scharlach	sehr schwach gespeichert	noch schwächer gespeichert
Methylorange	schwach und sehr langsam gespeichert	wird kaum gespeichert
Tropaeolin 00	schwach und sehr langsam gespeichert	ungleichmässig (in Folge Beimischung von Protagon?) und schwach gespeichert
Tropaeolin 000	wird nicht gespeichert	wird nicht gespeichert
Anilinblau (wasserlösliches)	garnicht gespeichert	garnicht gespeichert

	von Protagon	von Cerebrin
Säurefuchsin	garnicht gespeichert	garnicht gespeichert
Säuregrün	„ „	„ „
Säureviolett	sehr schwach gespeichert	sehr schwach gespeichert
Nigrosin (wasserlösliches)	garnicht gespeichert	garnicht gespeichert
Indulin (wasserlösliches)	„ „	„ „
Indigcarmin	„ „	„ „
Eosin (Bromeosin)	garnicht gespeichert	schwach aber deutlich gespeichert
Erythrosin	„ „	garnicht gespeichert
Carminsaures Natrium	„ „	„ „
Curcumin	wird sehr stark aber langsamer als bei den basischen Anilinfarben gespeichert	wie bei Protagon
Carthamin	wird recht langsam und nur mässig stark gespeichert	„ „ „
Alkannin	wird nur sehr langsam u. ziemlich schwach gespeichert	Färbung noch schwächer als bei Protagon

Zu den in der Tabelle enthaltenen Daten brauche ich nur wenig hinzuzufügen. Bei vielen basischen Anilinfarben, so z. B. bei Chrysoidin, Toluidinblau, Dahlia und anderen ist schon nach 1—2 Minuten eine starke Speicherung wahrzunehmen, aber auch bei den andern basischen Anilinfarben ist die Speicherung nach längstens 10 Minuten eine ziemlich bedeutende. Bei den wenigen Sulfosäure-Farbstoffen dagegen, die überhaupt gespeichert werden, ist die Speicherung eine sehr langsame, z. B. nach einer Stunde noch nicht wahrzunehmen, obgleich, wie bereits angegeben, viel concentrirtere Lösungen als bei den basischen Anilinfarben angewandt wurden. Von den basischen Anilinfarben wurde Rhodamin am langsamsten gespeichert, aber auch dieser Farbstoff wird viel schneller und viel stärker gespeichert als irgend ein Sulfosäure-Farbstoff.

Um wässerige Lösungen von in Wasser sehr schwer löslichen basischen Anilinfarben (wie z. B. spritlöslichem Anilinblau, spritlöslichem Nigrosin und Indulin) herzustellen, löst man diese Farbstoffe zunächst in Alkohol, filtrirt die Lösung und fügt dann unter steter Umrührung einige Tropfen der alkoholischen Lösung zu ca. 3 ccm. Wasser. Man erhält in dieser Weise ziemlich stabile übersättigte Lösungen. Eine Ausscheidung von Farbstoff findet häufig erst nach Stunden statt, wenn man die Uebersättigung nicht zu weit treibt. In ähnlicher Weise lassen sich wässerige Lösungen

von Curcumin und Alkannin von genügender Concentration herstellen. Carthamin wird dadurch in Lösung gebracht, dass man zunächst das Carthamin in Wasser suspendirt und darauf über die Wasseroberfläche Ammoniakdämpfe bläst.

Curcumin wird von lebenden Zellen, wie bereits erwähnt, ziemlich schnell aufgenommen, allerdings langsamer als die basischen Anilinfarben, Carthamin bedeutend langsamer.

Ueberhaupt ist ein soweitgehender Parallelismus zwischen der Schnelligkeit der Aufnahme aller von mir untersuchten organischen Farbstoffe durch lebende Pflanzen- und Thierzellen und der Leichtigkeit, mit welcher diese Farbstoffe durch Lösungen von Cholesterin, Lecithin, Protagon und Cerebrin aufgelöst werden, resp. zwischen der Schnelligkeit der Speicherung dieser Farbstoffe aus wässerigen Lösungen durch suspendirtes Lecithin, Protagon etc., dass bei Berücksichtigung des Umstandes, dass Lecithin und Cholesterin thatsächlich in allen lebenden Pflanzen- und Thierzellen vorzukommen scheinen, dieser Parallelismus allein genügen würde, um die grosse Wahrscheinlichkeit der Abhängigkeit der osmotischen Eigenschaften der Zelle von deren Lecithin- und Cholesterin-Gehalt zu begründen.

Wenn man alle angeführten Daten über die Speicherung von Farbstoffen durch Lecithin etc. erwägt, könnte man geneigt sein, die Frage aufzuwerfen, ob nicht die Färbung des Protoplasmas intra vitam durch basische Anilinfarben und durch einige andere organische Farbstoffe einfach auf die speichernden Eigenschaften des Lecithins resp. des Lecithin-Cholesterin-Gemisches im Protoplasma zurückzuführen sei. Die Antwort auf diese Frage muss, wie ich glaube, in den meisten Fällen verneinend ausfallen und zwar deswegen, weil das Protoplasma der meisten Zellen durch Methylenblau intra vitam kaum merklich gefärbt wird, obgleich Methylenblau zu denjenigen Farbstoffen gehört, die von Lecithin etc, am kräftigsten gespeichert werden. Man muss bedenken, dass der Gehalt der meisten Protoplasten an Lecithin- und Cholesterin ein ziemlich geringer ist und dass diese Verbindungen wenigstens in den inneren Schichten des Protoplasmas sich wahrscheinlich in einem stark gequollenen Zustande befinden. Je stärker die Quellung des Lecithins ist, um so geringer ist dessen Speicherungsvermögen, so dass, wenn die Speicherung aus sehr verdünnten wässerigen

Lösungen stattfindet, ein solches stark gequollenes Lecithin in dünneren Schichten ungefärbt scheinen wird. Die sog. Plasmahäute, in denen nach meiner Annahme das Lecithin-Cholesterin in weniger gequollenem Zustande sich befinden dürfte, sind zu dünn, als dass die Färbung stärker hervortreten könnte.

Etwas anders verhält es sich mit der specielleren Frage, ob nicht die Färbung des Nervensystems intra vitam zum grossen Theil auf einer Speicherung von Seiten des Lecithins beruhen dürfte. Bekanntlich sind die Elemente des Nervensystems viel reicher an Lecithin und Cholesterin als die anderen Gewebe des Körpers. Ehrlich[1]) hat schon vor zwölf Jahren nachgewiesen, dass gewisse organische Farbstoffe, in die Blutbahn eingespritzt, vorwiegend in dem Nervensystem gespeichert werden. Eine solche Färbung des Nervensystems sah Ehrlich namentlich nach Einspritzung von basischen Anilinfarben eintreten, so z. B. nach Einspritzung von Auramin, Chrysoidin, Bismarckbraun, Neutralroth, Phosphin, Flavanilin, Methylenblau, Aethylenblau und anderen Thioninderivate, dagegen niemals nach Einspritzung von Sulfosäure-Farbstoffen. Die intra vitam Färbung des Nervensystems durch Methylenblau hat in der Folge wie allgemein bekannt eine grosse Bedeutung erlangt.

Merkwürdig erscheint zunächst der Umstand, dass Ehrlich keine Färbung des Nervensystems nach Einspritzung von Fuchsin und anderen Triphenylmethanfarbstoffen gesehen hat, obgleich diese sehr leicht in die lebende Zelle eindringen und von Lecithin sehr reichlich gespeichert werden. Es muss indessen daran erinnert werden, dass andere Bestandtheile der lebenden Protoplasten ausser Lecithin und Cholesterin die meisten basischen Anilinfarben binden. und dass zwischen diesen verschiedenen Bestandtheilen gewissermassen eine Concurrenz um diese Farbstoffe stattfinde. Gerade der Umstand, dass Methylenblau von diesen anderen Bestandtheilen der lebenden Protoplasten, soweit dieselben wenigstens den verschiedensten Gewebezellen gemeinsam sind, nicht angezogen wird, würde es erklären, dass Methylenblau für jene Färbung des Nervensystems intra vitam einen so grossen Vorzug über die anderen basischen Anilinfarben besitzt.

---

1) Ehrlich, Zur therapeutischen Bedeutung der substituirenden Schwefelsäuregruppe; Therapeutische Monatshefte 1887, März.

Schon Ehrlich scheint an die Möglichkeit gedacht zu haben, dass die Färbung des Nervensystems durch die „neurotrophen“ Farbstoffe, auf dem Gehalt des Nervensystems an Lecithin und Cholesterin beruhe, indem er darauf hinweist[1]), dass ein grosser Theil der Farbstoffe, die vom Hirngrau aufgenommen werden, sich in gleicher Weise im Fettgewebe aufspeichern. Im Uebrigen hat Ehrlich keine Versuche über die Speicherung der Anilinfarben durch Lecithin etc. ausgeführt, oder wenigstens keine solchen mitgetheilt. Wenn das Fettgewebe von vielen basischen Anilinfarben tingirt wird, so kann dies übrigens nur darauf zurückzuführen sein, dass die betreffenden Farbstoffsalze durch das Alkali des Blutes theilweise zerlegt werden, denn wie oben angegeben, sind die Salze der basischen Anilinfarben wohl in Cholesterin und Lecithin, nicht aber in den echten Fetten und fetten Oelen löslich.

Gegen die Hypothese, dass die Speicherung des Methylenblaus etc. von Seiten des Nervensystems auf dessen hohem Gehalt an Lecithin und Cholesterin beruht, könnte nicht ohne Recht eingewendet werden, dass fast ausschliesslich die Ganglienzellen und Achsencylinder tingirt werden, während das Nervenmark fast farblos bleibt. Nun scheint das Nervenmark allerdings nur wenig Lecithin zu enthalten, dafür aber grosse Mengen von Protagon, dessen Speicherungsvermögen für Methylenblau ebenso gross oder fast ebenso gross ist als dasjenige des Lecithins. Unglücklicherweise sind die bisherigen Angaben über die quantitativen Vertheilungsverhältnisse des Lecithins, Cholesterins und Protagons in der grauen und weissen Substanz des Centralnervensystems und in den eigentlichen Nerven noch sehr dürftig und zum Theil widersprechend[2]). Nur so viel darf als feststehend betrachtet werden, dass nämlich das Protagon fast ausschliesslich im Nervenmark vorkommt.

Wenn die Mengenverhältnisse des Cholesterins zu dem Lecithin in den Ganglienzellen und Achsencylindern bedeutend kleiner sind als die Mengenverhältnisse des Cholesterins zu dem Lecithin plus Protagon in dem Nervenmark, dann liesse sich die fast aus-

---

1) l. c.

2) Ueber die quantitative chemische Zusammensetzung des Nervensystems vide Petrowsky, Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. VII, p. 367; Baumstark, Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. IX, 1885. Vergl. auch die Lehrbücher der physiologischen Chemie von Halliburton, Neumeister und Hammersten; ferner Schäfer's Textbook of Physiology, vol. I.

schliessliche Tinction der Ganglienzellen und der Achsencylinder einigermassen verstehen, indem Methylenblau in Lecithin weit löslicher ist als in Cholesterin. Es scheint mir übrigens keineswegs ausgeschlossen, dass in den Ganglienzellen und Achsencylindern eine Verbindung von Lecithin mit Eiweisskörpern oder anderen Substanzen existirt, welche die intra vitam Färbung durch Methylenblau bedingt. Erst die weitere Forschung kann diesen Gegenstand genügend beleuchten.

Bei Gelegenheit der Besprechung der Vertheilung von basischen Anilinfarben zwischen Wasser und den höheren Alkoholen, resp. zwischen Wasser und Thymol, wenn eine wässerige Lösung dieser Anilinfarben mit den betreffenden Alkoholen, beziehungsweise mit geschmolzenem oder gelöstem Thymol, geschüttelt wird, wurde darauf hingewiesen, dass sich auf ähnlichen Erscheinungen eine mikrochemische Untersuchung der aromatischen Oele gründen liesse.

Die aromatischen Oele bestehen bekanntlich entweder aus einem Gemenge verschiedener Terpene, d. h. eigenartigen Kohlenwasserstoffen, die einen theilweise hydrirten cyklischen Kern enthalten, oder aus einem Gemisch solcher Terpene mit sauerstoffhaltigen Verbindungen wie Phenolen und Phenoläthern, Säuren und ihren Estern, Lactonen, aromatischen Alkoholen, Aldehyden und Ketonen, Campherarten u. s. f.

Die Löslichkeit der basischen Anilinfarben in den verschiedenen aromatischen Oelen hängt von deren qualitativen und quantitativen Zusammensetzung ab; nur bei einzelnen dieser Oele ist das Lösungsvermögen für Anilinfarben ein so grosses, dass beim Schütteln der betreffenden Oele mit verdünnten wässerigen Lösungen der grössere Theil des Farbstoffs in das Oel übergeht. Natürlich verhalten sich auch die einzelnen basischen Anilinfarben in dieser Beziehung mehr oder weniger verschieden. Ich beschränke mich im Folgenden darauf, einige Angaben über die Löslichkeit des Chlorhydrats von Rosanilin und Methylenblau in einigen ätherischen Oelen und ihren Bestandtheilen, oder in verwandten Verbindungen zu machen, resp. das ungefähre Theilungsverhältniss dieser Farbstoffe zwischen Wasser und diesen Verbindungen mitzutheilen. Ueberall, wo der Kürze halber schlechtweg von Rosanilin und Methylenblau gesprochen wird, sind deren Chlorhydrate zu verstehen.

In *allen Terpenen* und deren Gemengen sind Methylenblau und Rosanilin fast oder ganz unlöslich und, soweit untersucht, gilt dasselbe für die übrigen Anilinfarben; dementsprechend nehmen alle solchen ätherischen Oele, die ganz vorwiegend (z. B. zu 90 %) oder mehr) aus Terpenen (incl. den *Sesquiterpenen* und *Polyterpenen*) bestehen, beim Schütteln mit verdünnten wässerigen Lösungen der basischen Anilinfarben entweder gar keinen Farbstoff auf, oder die Oelschicht erscheint doch weniger intensiv gefärbt als die wässerige Lösung. Dies gilt beispielsweise für *Terpentinöl, Origanumöl, Krummholzöl* (zu 70 % aus einem Gemisch von *Links-Pinen, Links-Phellandren* und *Sylvestren*, zu 25 % aus *Sesquiterpen* und zu 5 % aus *Bornylacetat* bestehend) und Citronenöl. Pflanzenzellen, die solche ätherische Oele enthalten und in eine verdünnte wässerige Lösung einer basischen Anilinfarbe versetzt werden, speichern natürlich in den Oeltropfen keinen Farbstoff auf.

Schüttelt man die wässerige Lösung von Rosanilin oder Methylenblau mit irgend einem *Phenol*, so geht fast der gesammte Farbstoff in den *Phenol* über, so zum Beispiel bei *Carbolsäure*, bei den *Kresolen*, bei Thymol, bei *Eugenol* $C_6H_3\begin{cases} CH_2 - CH = CH_2 \\ O \cdot CH_3 \\ OH \end{cases}$, bei *α-Naphtol* etc. Löst man ferner diese Phenole in einem Lösungsmittel, das für sich kein Lösungsvermögen für Anilinfarben besitzt, und enthält diese Lösung mehr als etwa 25 % des betreffenden Phenols, so zeigt sich diese Lösung nach Schütteln mit einer verdünnten, wässerigen Lösung von Methylenblau oder Rosanilin (1 : 50 000) intensiver gefärbt als die wässerige Schicht und zwar um so intensiver, je concentrirter die Lösung des Phenols war. Dementsprechend geht beim Schütteln von *Nelkenöl* oder von *Thymianöl* mit einer wässerigen Lösung dieser Farbstoffe fast der gesammte Farbstoff in das Nelkenöl resp. Thymianöl über. Nelkenöl enthält nämlich ca. 70 % Eugenol in *Caryophyllen* gelöst, Thymianöl ca. 50 % Thymol.

Wenn man dagegen geschmolzenes *Menthol*, das *Hexahydroderivat* des Thymols $CH_3 \cdot CH\langle{CH_2-CH_2 \atop CH_2-CH \cdot OH}\rangle CH-C_3H_7$, eine Verbindung, die nicht mehr den Charakter eines Phenols besitzt, mit einer wässerigen Lösung von Methylenblau (1 : 50000), so bleibt die wässerige Schicht bedeutend intensiver gefärbt als das Menthol,

und auch beim Schütteln mit Rosanilin (1 : 50000) ist die Färbung der wässerigen Schicht nur wenig blasser als die des Menthols. Beim Schütteln von Pfeffermünzöl, das aus ca. 40—60 % Menthol und im Uebrigen aus verschiedenen Terpenen zusammengesetzt ist, mit wässerigen Lösungen derselben Farbstoffe, bleibt dieser Zusammensetzung entsprechend die wässerige Schicht intensiver gefärbt als die Oelschicht (bei Rosanilin ca. doppelt so stark, bei Methylenblau ist der Unterschied noch grösser).

Die Phenoläther, z. B. Anisol $C_6H_5 \cdot OCH_3$, Anethol $C_6H_4\langle{OCH_3 \atop CH=CH-CH_3}$ ${(1) \atop (4)}$ Resorcindimethyläther, Hydrochinondimethyläther $C_6H_4\ (O \cdot CH_3)_2$ etc., haben nur ein sehr geringes Lösungsvermögen für Rosanilin und Methylenblau. Dasselbe gilt auch für die eigentlichen Säureester $C_nH_{2n+1} - CO \cdot OC_mH_{2m+1}$, wenn die Zahl der Kohlenstoffatome eine etwas grössere ist. So findet man denn auch, dass beim Schütteln von Anisöl oder von Bergamotöl mit einer wässerigen Lösung von Methylenblau oder Rosanilin fast kein Farbstoff in diese Oele übergeht. Anisöl enthält gegen 90 % Anethol, Bergamotöl neben Terpenen 40 % Linalylacetat $C_{10}H_{17}O \cdot CO \cdot CH_3$.

In den aromatischen Aldehyden dagegen sind die basischen Anilinfarben meist sehr leicht löslich, vielfach erleiden dieselben aber in solchen Lösungen nach einiger Zeit auffallende Farbenveränderungen (theils durch Reduction, theils durch Oxydation). Schüttelt man z. B. Benzaldehyd mit einer wässerigen Lösung von Methylenblau oder Rosanilin (1 : 100000), so geht (praktisch) der gesammte Farbstoff in den Benzaldehyd über. Das Methylenblau wird aber innerhalb etwa einer Stunde entfärbt, färbt sich indessen wieder blau nach Schütteln der Lösung mit Luft. Auch in einer Lösung von 1 Th. Benzaldehyd in 2 Th. Terpentinöl geht der grössere Theil dieser Farbstoffe aus wässerigen Lösungen über. Eine Lösung von 1 Th. Benzaldehyd auf 10 Th. Terpentin nimmt dagegen nur sehr wenig Farbstoff aus einer wässerigen Lösung auf. — In ähnlicher Weise geht beim Schütteln von Salicylaldehyd mit einer wässerigen Lösung von Methylenblau oder Rosanilin (1 : 100000) fast aller Farbstoff in den Salicylaldehyd über. Das Rosanilin wird schon nach kurzer Zeit schmutzig purpurroth, später (nach einigen Stunden) grün gefärbt. Die Farbe des Methylenblaus bleibt, in Salicylaldehyd gelöst, selbst nach 48 Stunden

im Wesentlichen unverändert. Auch in geschmolzenem Vanillin sind die basischen Anilinfarben sehr leicht löslich, weniger leicht in Piperonal.

$$C_6H_3\begin{cases}OH & (4)\\ O\cdot CH_3 & (3)\\ CHO & (1)\end{cases} \qquad C_6H_3\begin{cases}O\\ O\end{cases}\!\!\rangle CH_2 \;\begin{matrix}(4)\\(3)\\ CHO\quad(1)\end{matrix}$$

Vanillin. Piperonal.

Der leichten Löslichkeit der basischen Anilinfarben in aromatischen Aldehyden gemäss, nimmt Zimmtöl, das ca. 80% Zimmtaldehyd $C_6H_5 \cdot CH = CH \cdot CHO$ neben kleinen Mengen Sesquiterpenen, Polyterpenen, Zimmtsäure etc. enthält, beim Schütteln mit wässerigen Lösungen von Methylenblau und Rosanilin weitaus den grösseren Theil des Farbstoffs auf (dies gilt namentlich für das Rosanilin, weniger für Methylenblau).

Nach den wenigen Versuchen, die ich mit aromatischen Ketonen angestellt habe, geht gewöhnlich die Theilung des Rosanilins zwischen Wasser und dem Keton als Lösungsmittel ziemlich stark zu Gunsten des Ketons, während Methylenblau ziemlich gleichmässig zwischen beiden Lösungsmitteln getheilt wird, so z. B. bei Hypnon = Phenylmethylketon. Auch beim Schütteln von Kümmelöl (Oleum Carvi) mit einer wässerigen Lösung von Rosanilin geht der grössere Theil des Farbstoffs in das Oel über, während Methylenblau ziemlich gleichmässig zwischen dem Wasser und dem Oel getheilt wird. Kümmelöl beseht aus ca. 50% Carvol $C_3H_7 \cdot C\begin{matrix}\diagup CH - CO \\ \diagdown CH = CH\end{matrix}\rangle CH \cdot CH_3$, also einem alicyclischen Keton und 50% Limonen. In einer Lösung von einem Theil gewöhnlichen Camphers in einem Theil Terpentin ist dagegen Methylenblau sehr wenig löslich, und beim Schütteln einer solchen Lösung mit wässerigem Methylenblau geht so gut wie kein Farbstoff aus der wässerigen Lösung über.

Zum Schluss mag noch mitgetheilt werden, dass die Theilung von Rosanilin (1 : 50 000) zwischen Wasser und Senföl (fast ausschliesslich aus Allylsenföl $C_3H_5 \cdot NCS$ bestehend) so vor sich geht, dass das Senföl ca. 30 mal stärker gefärbt wird als das Wasser.

Wie diese Daten zu einer näheren mikrochemischen Charakterisirung der ätherischen Oele führen könnten, ist ohne Weiteres ersichtlich. Alle Pflanzenzellen nämlich, welche solche ätherischen

Oele enthalten, die beim Schütteln mit wässerigen Lösungen von Methylenblau und Rosanilin den grösseren Theil dieser Farbstoffe an sich ziehen, werden in wässerige Lösungen dieser Farbstoffe versetzt, das Rosanilin und Methylenblau in ihren Oeltropfen aufspeichern. Durch Beobachtungen über die maximale Stärke der Speicherung, etwaige Farbenumschläge und dergl. liessen sich weitere Anhaltspunkte in Bezug auf die Natur der betreffenden ätherischen Oele gewinnen. Durch Feststellung des Verhaltens einer grösseren Anzahl basischer Anilinfarben gegenüber den verschiedenen ätherischen Oelen und ihren Bestandtheilen würden sich sicherlich noch weitere Charakterisirungs-Merkmale auffinden lassen, die mikrochemisch verwerthet werden könnten. Mir kam es hier nur darauf an, auf diese Untersuchungsmethoden im Allgemeinen hinzuweisen, nicht darauf, dieselben im Einzelnen auszuarbeiten.

Ich glaube, dass die oben skizzirten Methoden namentlich bei Untersuchungen über die Genese der ätherischen Oele mit Vortheil angewendet werden könnten. Wenn man die sehr complicirte Zusammensetzung manchen ätherischen Oels und die häufig weitgehende chemische Verschiedenheit der Bestandtheile erwägt, so liegt die Vermuthung nahe, dass diese Oele nicht durch einen einzigen chemischen Process gebildet werden, sondern wahrscheinlich einer ganzen Reihe chemischer Vorgänge ihre Entstehung verdanken, die möglicherweise räumlich und zeitlich weiter auseinander liegen. Es ist eine sehr bemerkenswerthe Thatsache, dass sämmtliche Bestandtheile der ätherischen Oele zu denjenigen Verbindungen gehören, deren Molekeln (in wässeriger Lösung) die lebende Plasmahaut äusserst leicht durchdringen[1]). Wenn sich daher in irgend einer Zelle ein in Wasser (resp. in der Imbibitionsflüssigkeit des Protoplasmas) schwer löslichen Bestandtheil eines ätherischen Oels, z. B. ein Terpen, ausscheidet, so werden alle Verbindungen, die gleichzeitig oder später in derselben Zelle oder in den umgebenden Zellen gebildet werden und in dem Terpen leichter löslich sind als in Wasser, sich dem Theilungscoefficienten zwischen Wasser und dem Terpen entsprechend zum grössten Theil in diesem Terpen ansammeln. Indem das sich bildende ätherische

1) Hiermit steht wohl die Thatsache im Zusammenhang, dass in untergetauchten Wasserpflanzen ätherische Oele nicht aufzutreten pflegen.

Oel seine Zusammensetzung ändert, wird übrigens auch der Theilungscoefficient für die verschiedenen Verbindungen zwischen dem ätherischen Oel und dem Wasser sich ändern. Ich vermuthe, dass im Allgemeinen die Terpene die sich zuerst bildenden und die sich zuerst ausscheidenden Bestandtheile der ätherischen Oele sind, und dass die anderen Bestandtheile des Oels sich theilweise durch Oxydation dieser Terpene bilden, zum Theil dem sich bildenden Oel aus anderen Theilen der Zelle oder aus den umgebenden Zellen zufliessen. Diese Vermuthungen, die nur aus allgemeinen Betrachtungen gefolgert werden, sind natürlich bloss als Fragestellungen aufzufassen, die nur durch speciell hierauf gerichtete Untersuchungen erledigt werden können.

Die wesentlichsten Ergebnisse der vorhergehenden Untersuchung lassen sich etwa folgendermassen zusammenfassen:

1. Sämmtliche basische Anilinfarben in der Form ihrer käuflichen Salze werden von lebenden Pflanzen- und Thierzellen äusserst leicht aufgenommen.

2. Die Sulfosäure-Farbstoffe werden der grossen Mehrzahl nach garnicht, Methylorange und die Tropaeoline sehr viel langsamer als die basischen Anilinfarben aufgenommen.

3. Die frühere Deutung des Verfassers, dass die Salze der basischen Anilinfarben in verdünnter wässeriger Lösung stark hydrolysirt sind und dass nur die freie Farbstoffbase in die Zelle eindringe, ist in vielen Fällen, namentlich bei den Triphenylmethan- und Chinonimidfarbstoffen unhaltbar, da die basische Gruppe in diesen Farbstoffen, an der die Säuren in den einsäurigen Salzen gebunden sind, nicht den Charakter eines echten aromatischen Amins hat, sondern eine sehr viel stärkere Basicität besitzt und die Hydrolyse daher eine nur sehr geringe ist. Die Salze der basischen Anilinfarben müssen vielmehr in unzersetzter Form in die lebende Zelle gelangen.

4. Durch den vorigen Satz ist die Hypothese, dass die osmotischen Eigenschaften der lebenden Zelle einer Imprägnirung der Plasmahäute durch Cholesterin und Lecithin und dem auswählenden Lösungsvermögen dieser beiden Körper für verschiedene Verbindungen zu verdanken sind, nicht gefährdet, indem alle käuflichen Salze der basischen Anilinfarben in geschmolzenem

Cholesterin oder in starken Lösungen von Cholesterin oder Lecithin in organischen Flüssigkeiten leicht löslich sind, auch wenn diese Flüssigkeiten in reinem Zustande kein Lösungsvermögen für die betreffenden Farbstoffe besitzen. Gerbsaures Methylenblau, dessen wässerige Lösung in lebende Zellen nicht einzudringen vermag, ist auch in Cholesterin- und Lecithinlösungen fast gänzlich unlöslich.

5. Die Sulfosäure-Farbstoffe sind mit wenigen Ausnahmen in geschmolzenem Cholesterin und in Cholesterin- und Lecithinlösungen völlig unlöslich. Dasselbe gilt für carminsaures Natrium, das ebenfalls in lebende Zellen nicht einzudringen vermag. Methylorange und die Tropaeoline (also dieselben Sulfosäure-Farbstoffe, welche in die lebende Zelle, wenn auch sehr langsam, eindringen) sind in starken Lösungen von Cholesterin und Lecithin etwas löslich, aber sehr viel weniger als die basischen Anilinfarben.

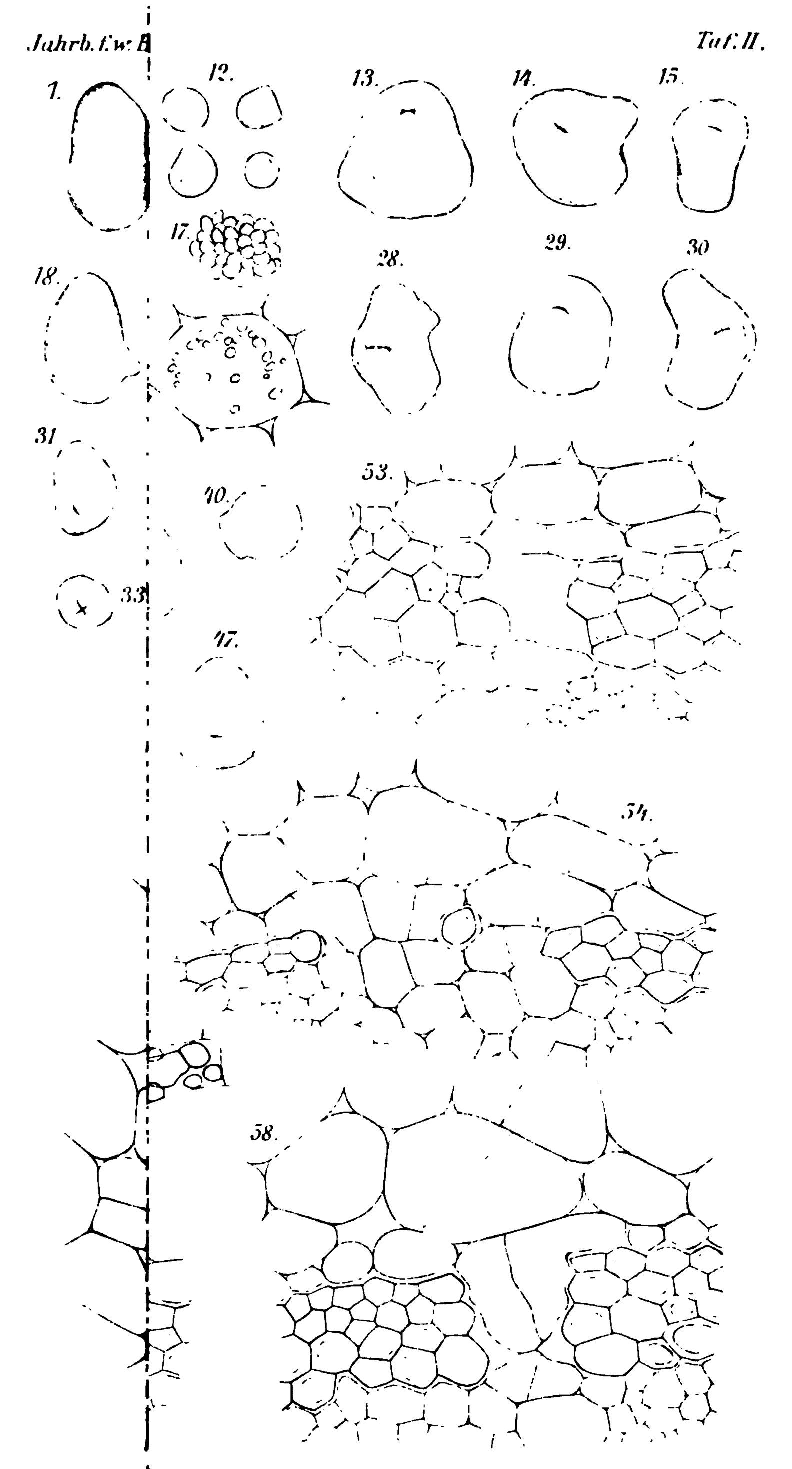
6. Werden Lecithin, Protagon oder Cerebrin in sehr verdünnten wässerigen Lösungen der basischen Anilinfarben (1:100000) suspendirt, so speichern dieselben diese Farbstoffe sehr reichlich auf. Selbst in viel stärkeren Lösungen der Sulfosäure-Farbstoffe und des carminsauren Natriums suspendirt, speichern Lecithin etc. in der Regel gar keinen Farbstoff. Nur Methylorange und die Tropaeoline werden wieder etwas stärker gespeichert, aber auch diese Sulfosäure-Farbstoffe viel langsamer und viel weniger intensiv als die basischen Anilinfarben. Da alle jenen Farbstoffe, deren wässerige Lösungen von suspendirtem Lecithin, Protagon und Cerebrin gespeichert werden, auch in starken Lösungen derselben drei Verbindungen in Benzol etc. löslich sind und die Stärke des Speicherungsvermögens für verschiedene Farbstoffe mit deren Löslichkeit in solchen Lösungen von Lecithin, Protagon und Cerebrin Hand in Hand geht, so müssen die gespeicherten Farbstoffe in Form einer starren Lösung vorhanden sein. Die Speicherung ist nichts Anderes als die Vertheilung der Farbstoffe zwischen einem flüssigen und festen Lösungsmittel, wobei das Letztere das viel grössere Lösungsvermögen für die betreffenden Farbstoffe besitzt.

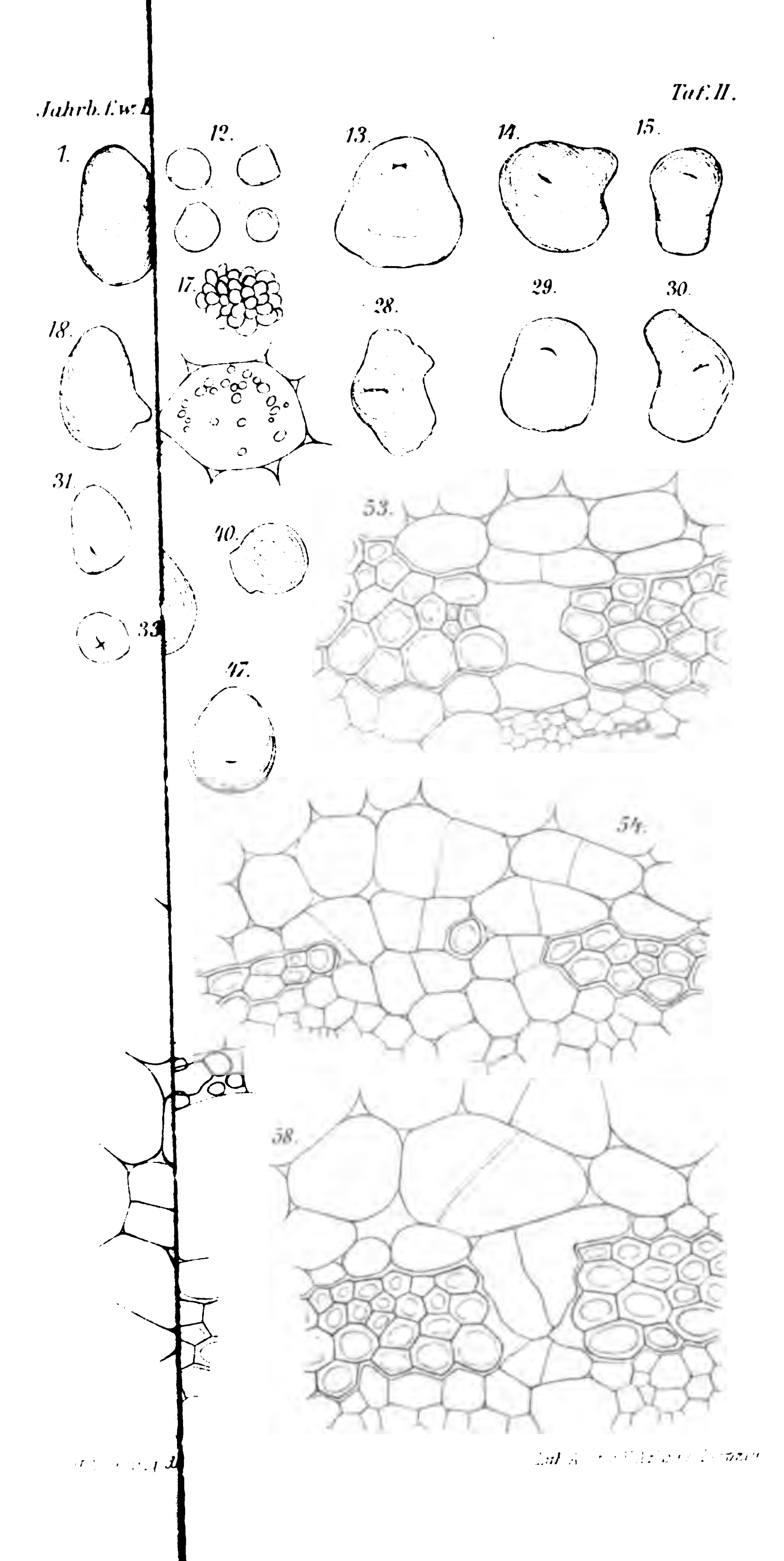
7. Schüttelt man eine wässerige Lösung von Methylenblau oder Rosanilin (Chlorhydrate) mit irgend einem Phenol oder einem aromatischen Aldehyd (in geschmolzenem Zustande oder im Zu-

stande einer starken Lösung), so geht fast der gesammte Farbstoff in den Phenol, resp. in den Aldehyd über. Alle aromatischen Oele, die grössere Mengen von Phenolen oder Aldehyden (z. B. über 25 %) enthalten, speichern daher diese Farbstoffe, während solche aromatische Oele, welche zum grössten Theil aus Terpenen oder aus einem Gemisch von Terpenen, Phenoläthern, Estern und dergl. bestehen, kein solehes Speicherungsvermögen aufweisen, ein Verhalten, das bei der mikrochemischen Untersuchung der aromatischen Oele sich verwerthen lässt.

Davos-Dörfli, im December 1899.

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

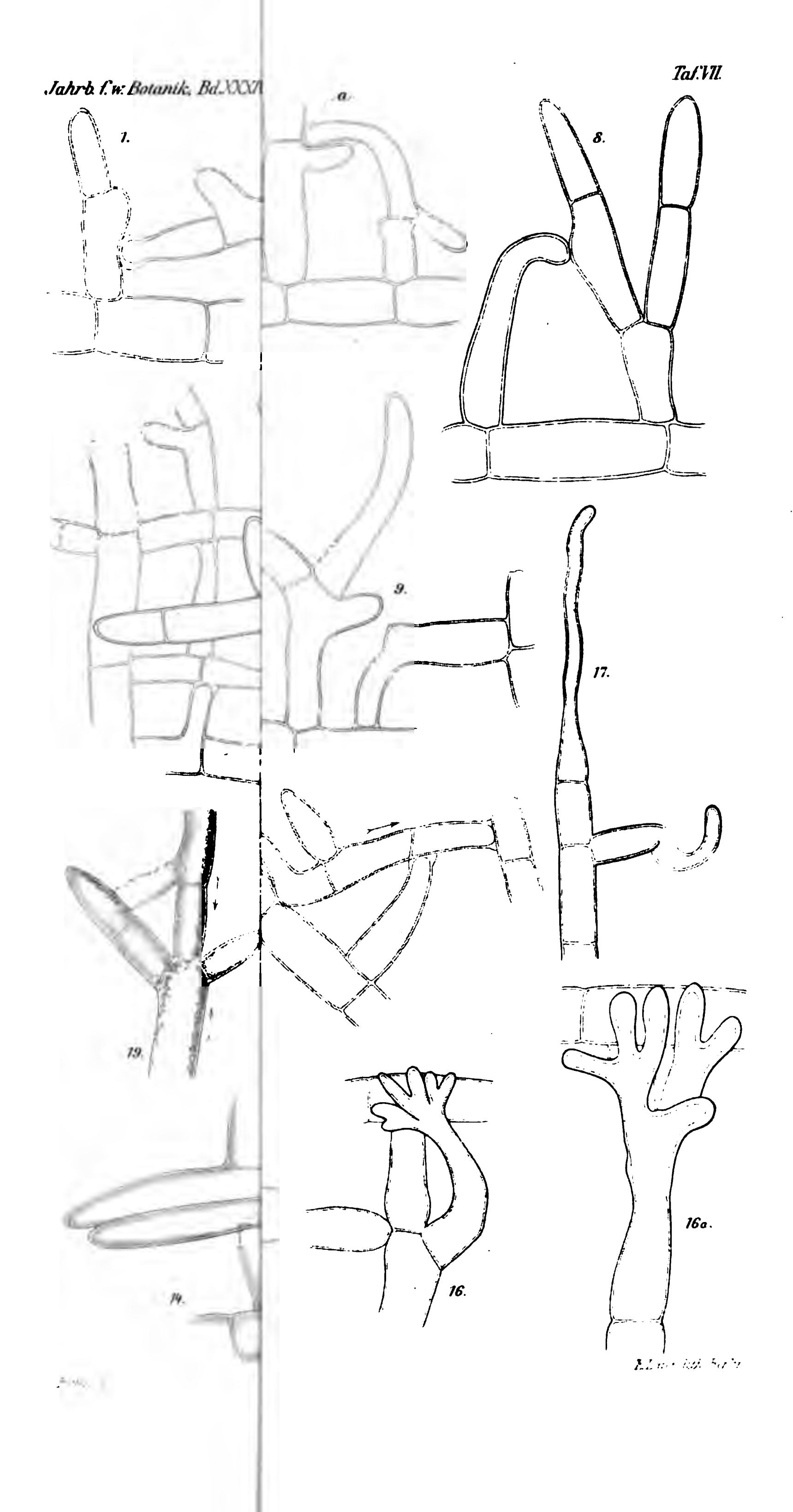

1.
12.
13.
14.
15.
17.
18.
28.
29.
30
31
33
40.
47.
53.
54.
58.

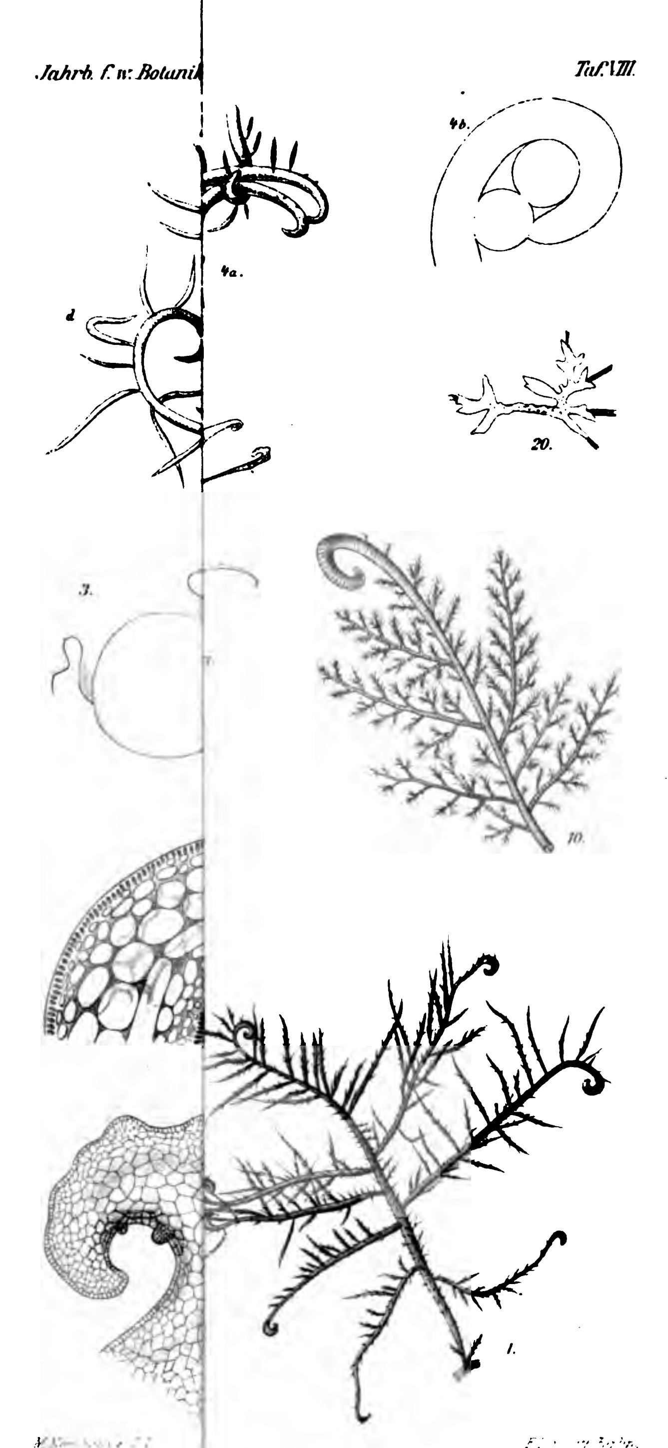

1.
12.
13.
14.
15.
17.
18.
28.
29.
30.
31.
33.
40.
47.
53.
54.
58.

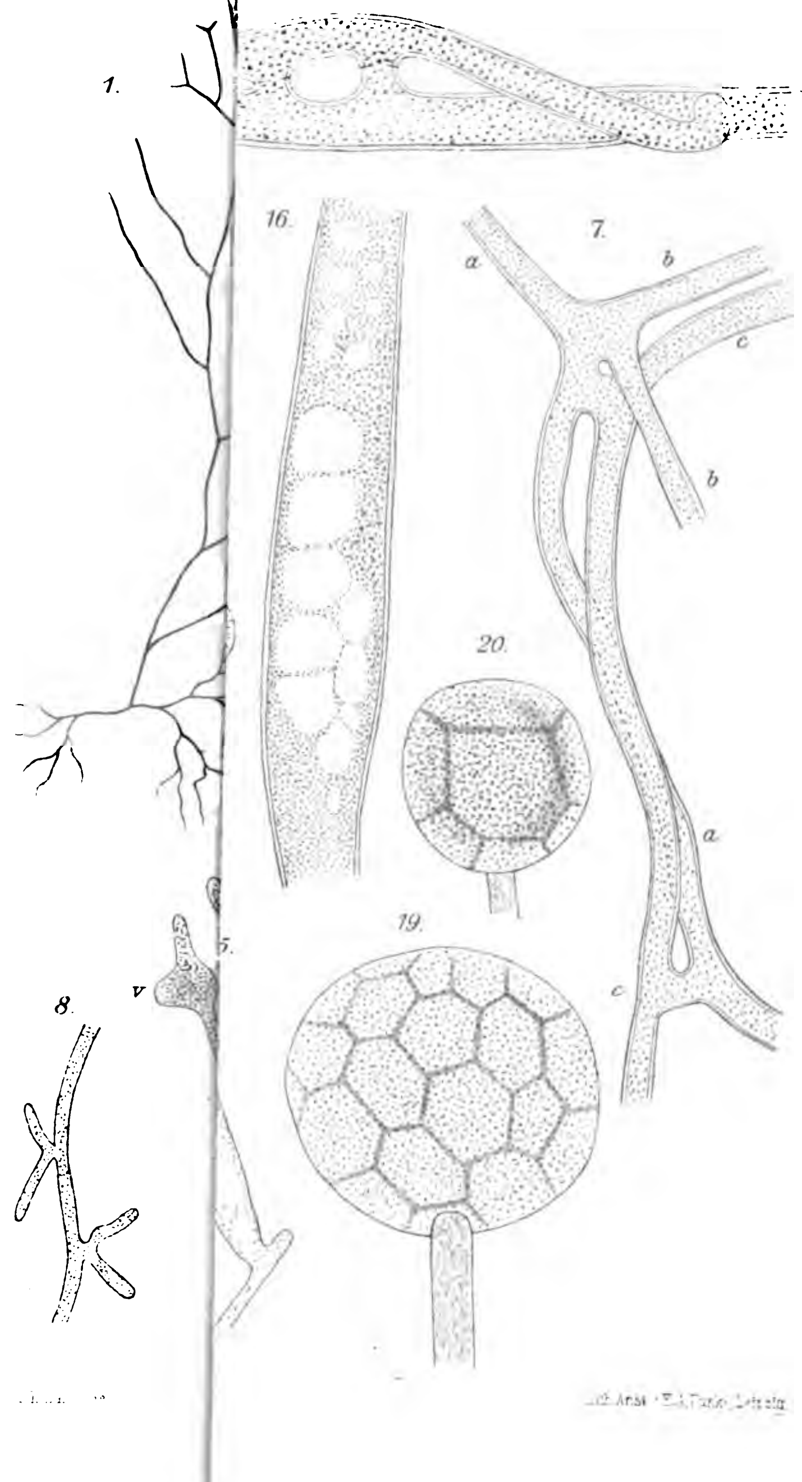


Jahrb. f.
Taf. III.
6
10.
19.
27.
28.
38.
39.
40.
41.
a
a
b
b
c

1. 2. 13. 27. 28. 29. 30. 14. 26. 31. 37. 42. 38. 43.


1.
a.
8.
9.
17.
13.
16.
16a.
14.

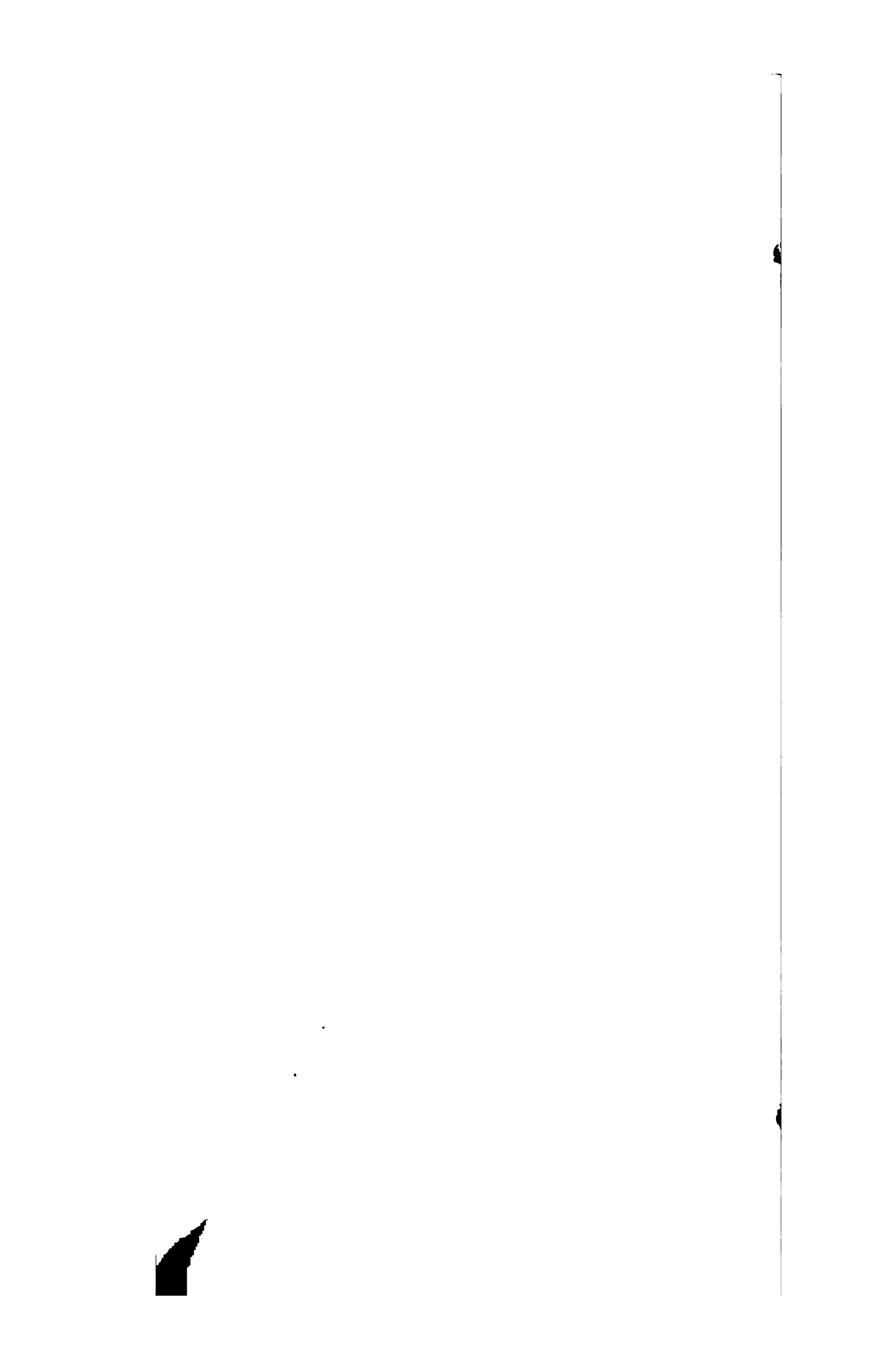

4b.
4a.
d
20.
3.
10.
1.

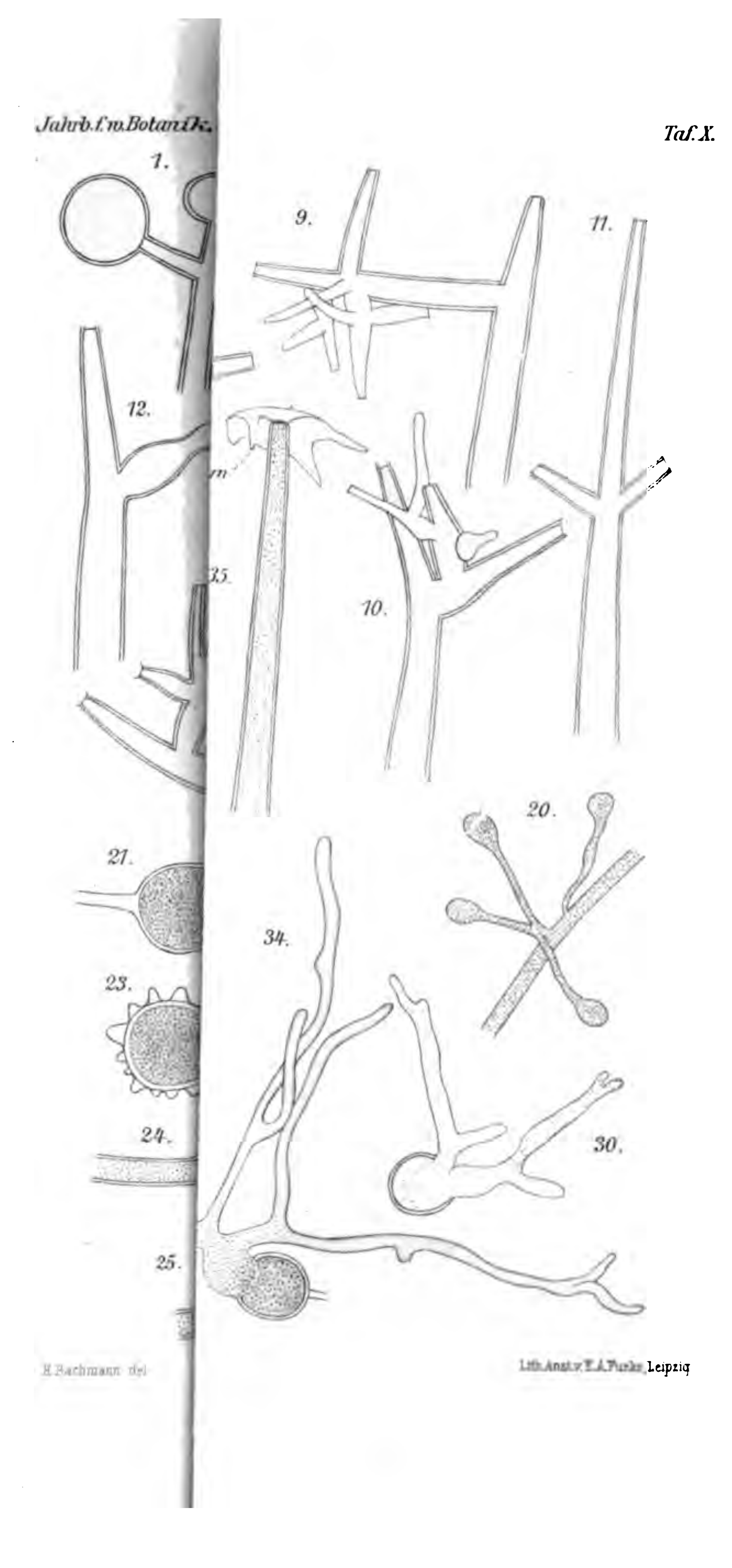

1.
16.
7.
a
b
c
b
20.
a
19.
c
5.
v
8.

Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

1.
9.
11.
12.
35.
10.
20.
21.
34.
23.
30.
24.
25.

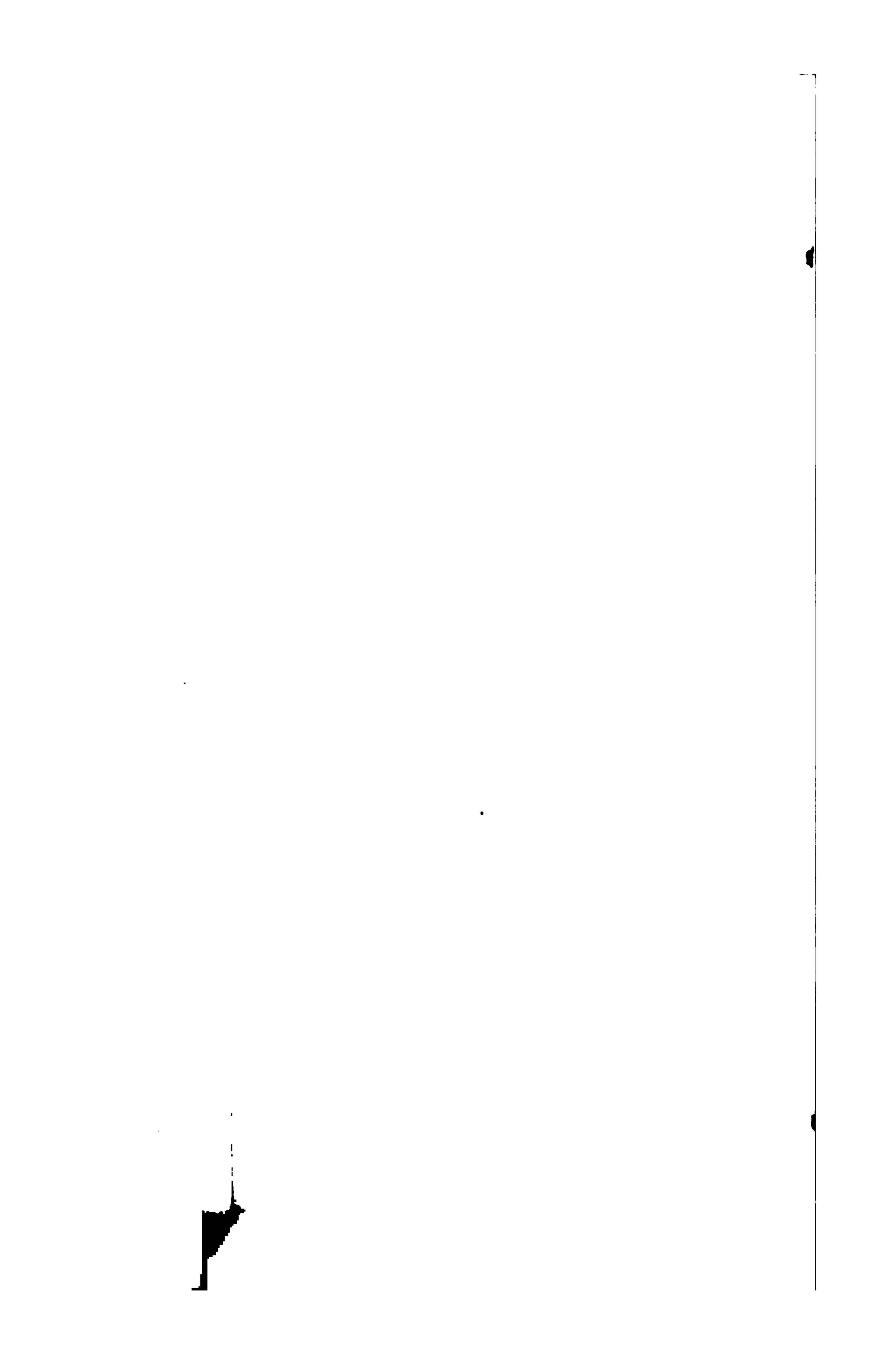
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

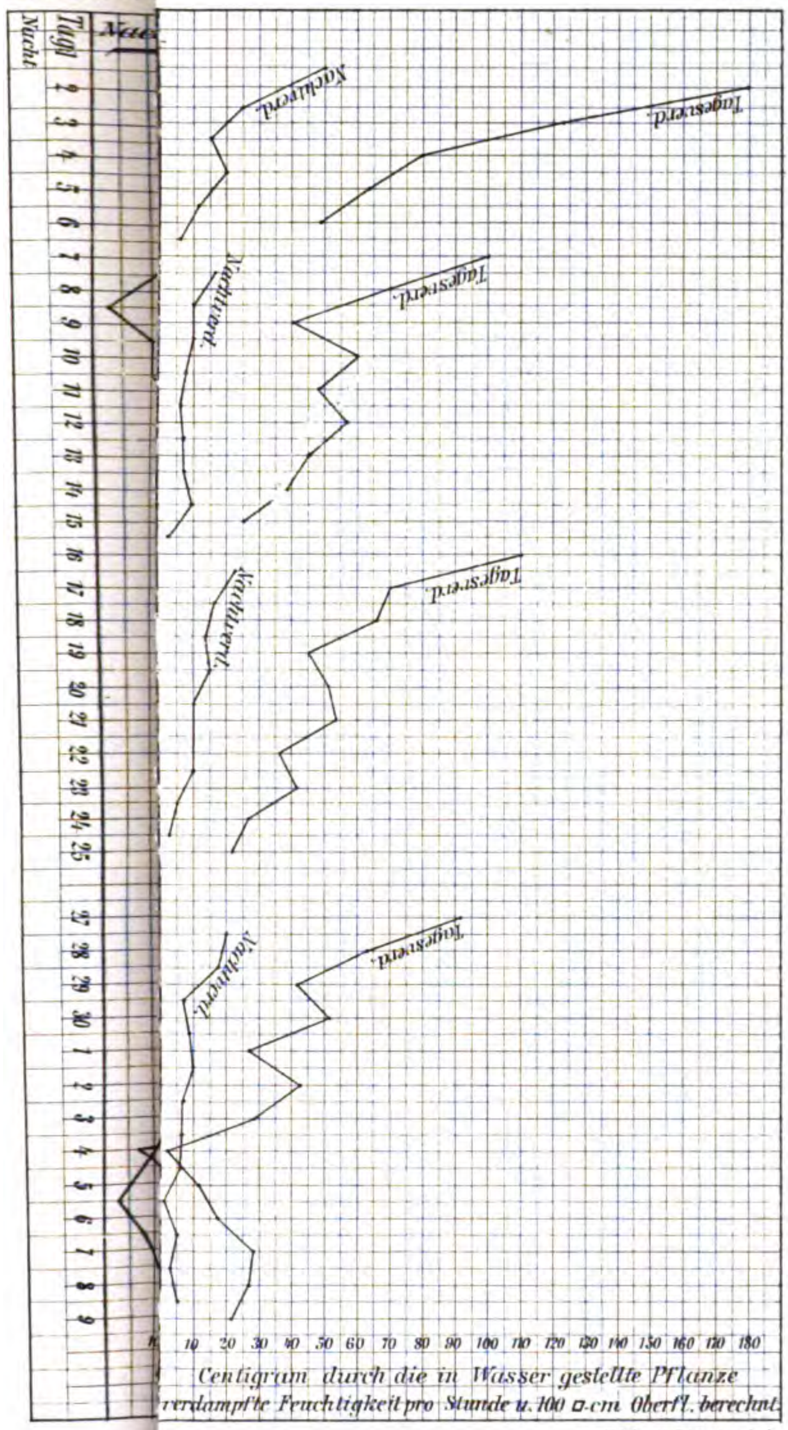




H. Bachmann del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig





Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Vierunddreissigster Band. Erstes Heft

Mit 6 Tafeln und 9 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1899

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September** nur **an Gebrüder Borntraeger, Berlin SW. 46,** **Schönebergerstrasse 17a.**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

Hermann Vöchting. Zur Physiologie der Knollengewächse. Studien über vicarirende Organe am Pflanzenkörper. Mit Tafel I—V und 9 Textfiguren . . . 1

Hans Zumstein. Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Mit Tafel VI 149

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**
Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Vierunddreissigster Band. Zweites Heft
Mit 5 Tafeln

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1899

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger, Berlin SW. 46, Schönebergerstrasse 17a.**

Mit Tafel VII

M. Nordhausen. Zur Anatomie und Physiologie einiger rankentragender Meeresalgen. Mit Tafel VIII

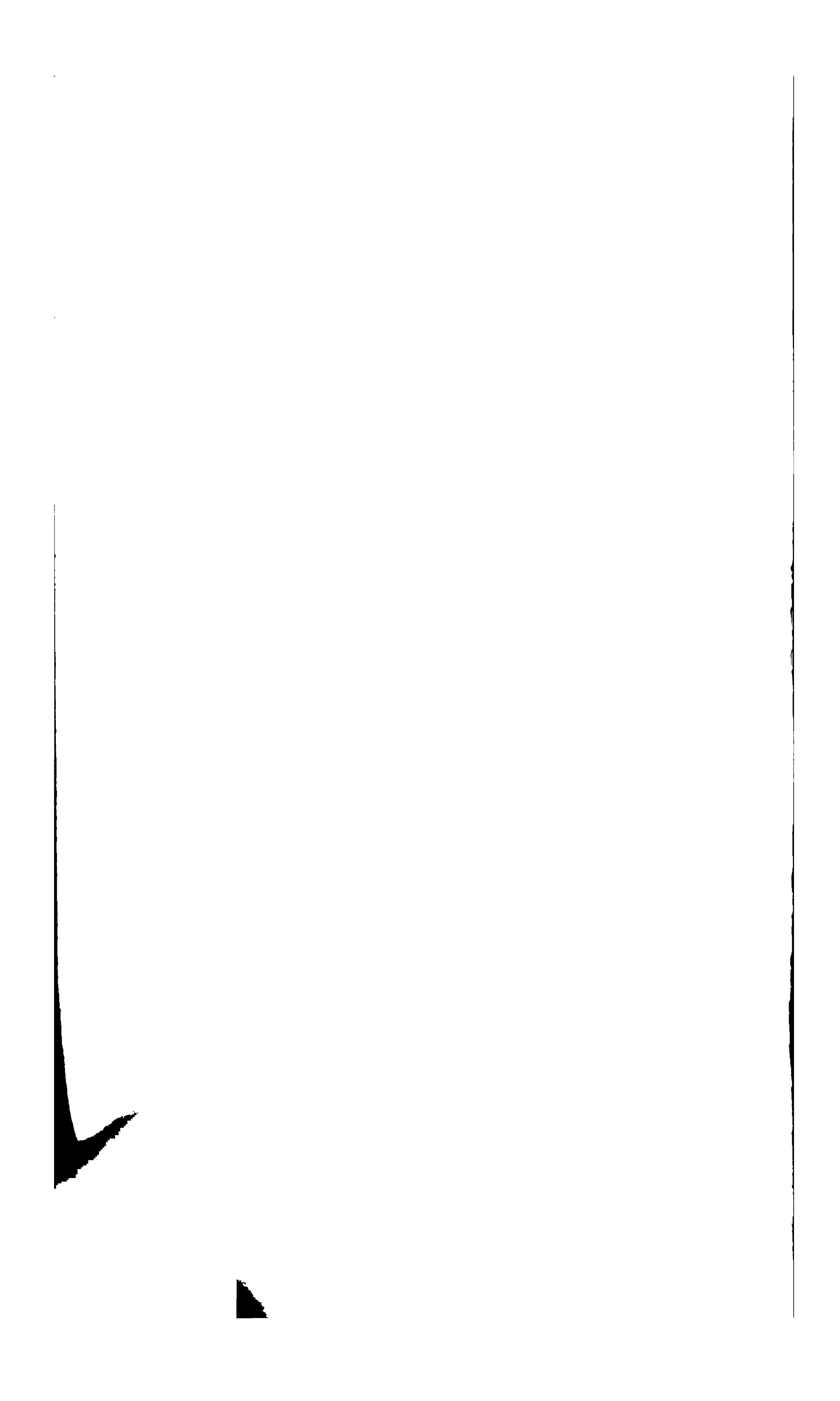
Hans Bachmann. *Mortierella van Tieghemi* nov. sp. Beitrag zur Physiologie der Pilze. Mit Tafel IX u. X . . . 279

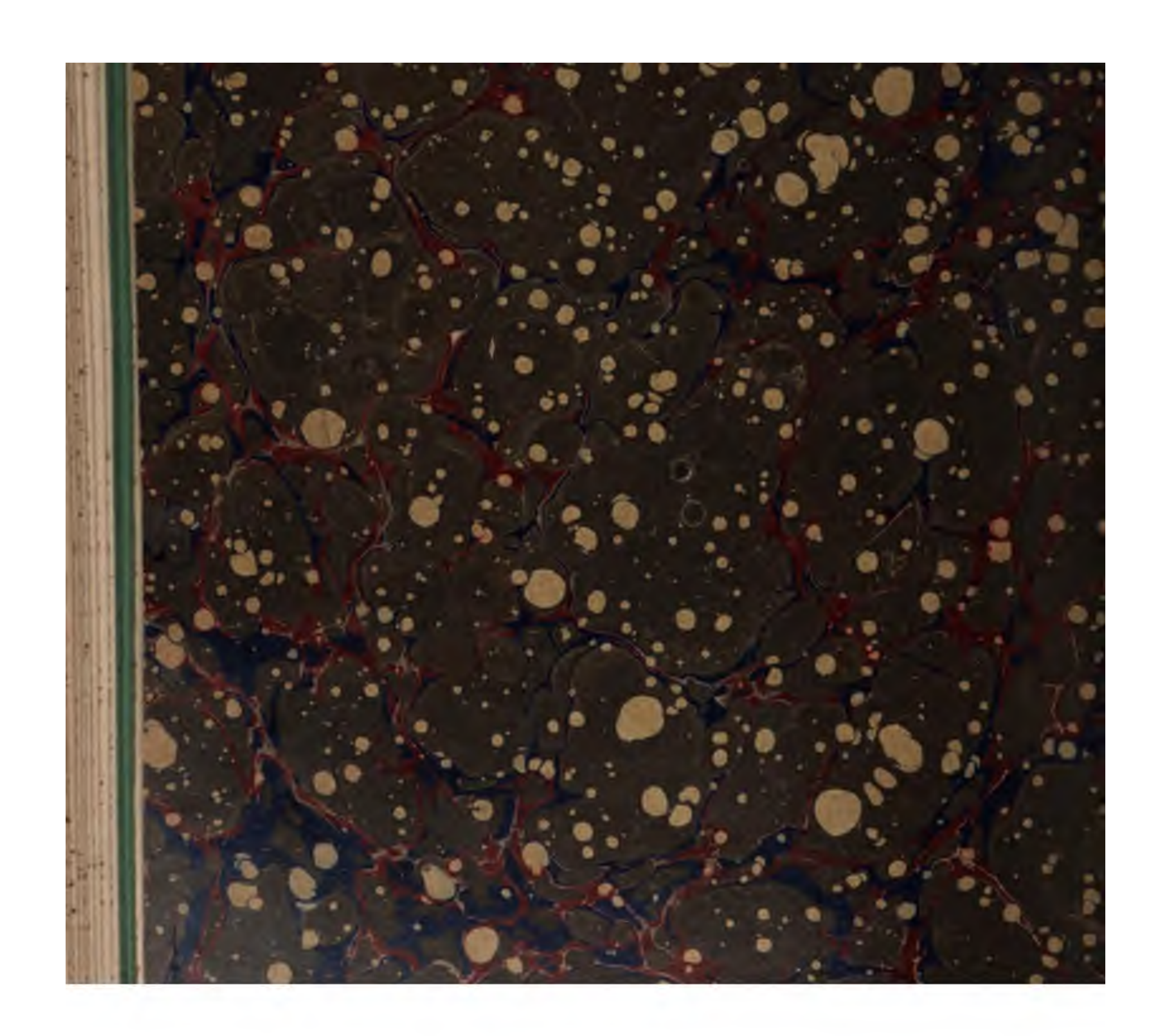
Otto V. Darbishire. Ueber die Apothecienentwickelung der Flechte *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. Mit Tafel XI

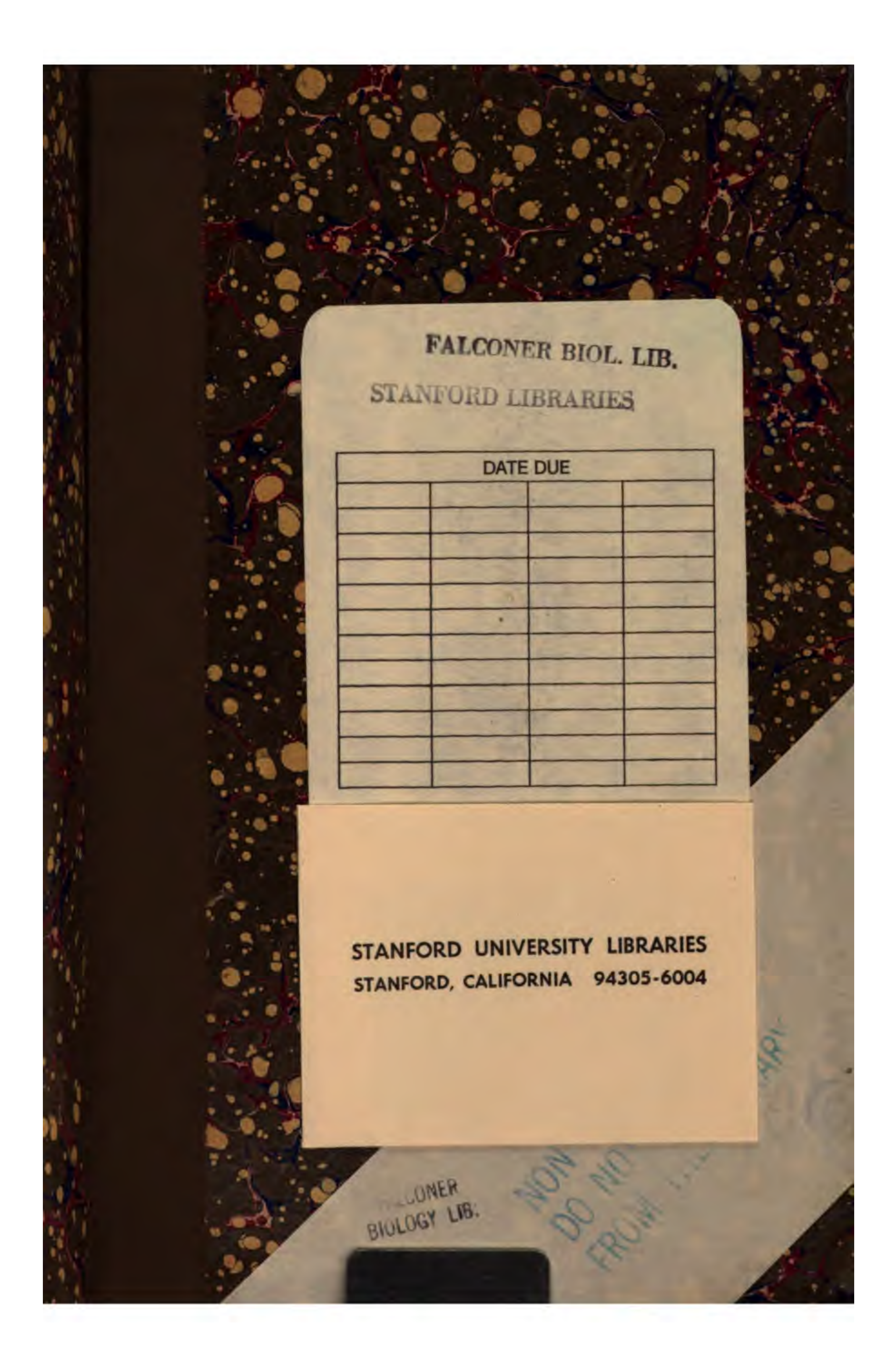
Inhalt des vorhergehenden Heftes 1, Band XXXIV.

Hermann Vöchting. Zur Physiologie der Knollengewächse. Studien über vicarirende Organe am Pflanzenkörper. Mit Tafel I—V und 9 Textfiguren

Hans Zumstein. Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Mit Tafel VI







FALCONER BIOL. LIB.
STANFORD LIBRARIES
DATE DUE
STANFORD UNIVERSITY LIBRARIES
STANFORD, CALIFORNIA 94305-6004
BIOLOGY LIB.

